



Naturalis

Repositorio Institucional
<http://naturalis.fcnym.unlp.edu.ar>

Universidad Nacional de La Plata
Facultad de Ciencias Naturales y Museo



Ecología poblacional de *Cyprinus carpio* (Telesostei) en los humedales de Ajó, Buenos Aires

Maiztegui, Tomás

Doctor en Ciencias Naturales

Dirección: Colautti, Darío César

Co-dirección: Baigún, Claudio Rafael Mariano

Facultad de Ciencias Naturales y Museo
2016

Acceso en:

<http://naturalis.fcnym.unlp.edu.ar/id/20160408001451>



Esta obra está bajo una Licencia Creative Commons
Atribución-NoComercial-CompartirIgual 4.0 Internacional



Naturalis

Repositorio Institucional
FCNyM - UNLP

UNIVERSIDAD DE LA PLATA FACULTAD DE CIENCIAS

NATURALES Y MUSEO



Ecología poblacional de *Cyprinus carpio* (TELEOSTEI) en los Humedales de Ajó, Buenos Aires

Lic. Tomás Maiztegui

Tesis presentada para optar al título de Doctor en Ciencias Naturales

Director: Dr. Darío César Colautti

Co-Director: Dr. Claudio Rafael Mariano Baigún

AÑO 2016

Tabla de contenidos.

Agradecimientos.....	5
Resumen.....	8
Abstract.....	11
CAPÍTULO I. Introducción general.....	14
I.1- La carpa común.	14
I.1.1-Origen, distribución original y domesticación.	14
I.1.2-Ubicación taxonómica.	16
I.1.3-Descripción morfológica.	16
I.1.4-Atributos biológicos.	17
I.1.5-Hábitat óptimo y tipos de ambientes que ocupa.....	19
I.1.6-Distribución actual.	19
I.1.7-Impactos que genera sobre el ambiente.	19
I.1.8-Situación en Argentina.	21
I.2. Sitio de estudio.	28
I.2.1-Región de la Pampa Deprimida.	28
I.2.2-Humedales de Ajó.	31
Clima.	32
Geomorfología.	32
Hidrología y propiedades físico-químicas del agua.....	33
Vegetación.	37
Ictiofauna.	38
I.3. Objetivos e hipótesis.	40
I.3.1-Objetivos.	40
I.3.2-Hipótesis.....	40
CAPÍTULO II. Análisis del área muestreada y de la ictiofauna.	43

II.1. Actividades y metodologías en el campo.....	43
II.1.1-Campañas realizadas.	43
II.1.2-Obtención de muestras ictiológicas.	45
II.1.3-Tratamiento de la ictiofauna capturada.....	53
II.2. Resultados.	56
II.2.1-Variaciones de los niveles hídricos del sitio de estudio.	56
II.2.2-Limnología.	58
II.2.3-Análisis biológico pesquero.	59
Especies acompañante de la carpa.....	59
Capturas de carpa en el período de muestreo.	61
Distribución de frecuencias de tallas (L_T).	63
Captura por unidad de esfuerzo (CPUE).	65
II.3. Discusión.	71
CAPÍTULO III. Relación largo-peso e índices de condición.....	75
III.1. Introducción.	75
III.2. Materiales y métodos.	76
III.2.1-Relación largo-peso L_T - W_T	76
III.2.2-Índices de Condición.	76
III.3. Resultados.	79
III.4. Discusión.....	88
CAPÍTULO IV. Biología reproductiva.....	93
IV.1. Introducción.	93
IV.2. Materiales y métodos.	95
IV.2.1-Determinación del ciclo gonadal.	95
Índice gonadosomático (IGS).....	95
Escala de madurez macroscópica.	95

Histología.....	97
IV.2.2-Fecundidad.	100
IV.2.3-Talla de primera madurez.	102
IV.2.4-Proporciones de sexos.....	102
IV.3. Resultados.....	103
IV.3.1-Determinación del ciclo gonadal.	103
Índice gonadosomático (IGS).....	103
Escala de madurez macroscópica.	108
Histología.....	110
IV.3.2-Fecundidad.	116
IV.3.3-Talla de primera madurez.	117
IV.3.4-Proporción de sexos.....	118
IV.4. Discusión.	120
CAPÍTULO V. Edad y crecimiento.	128
V.1. Introducción.	128
V.2. Materiales y métodos.....	131
V.2.1-Análisis de la distribución de tallas (L_T).	131
V.2.2-Análisis de estructuras duras.	131
Tratamiento y metodología aplicada para la lectura de escamas.	131
Tratamiento y metodología aplicada para la lectura de otolitos.	135
V.3. Resultados.	137
Lectura de escamas.	140
Lectura de otolitos.....	144
V.4. Discusión.....	145
CAPÍTULO VI. Alimentación.....	152
VI.1. Introducción.	152

VI.2. Materiales y métodos.	154
VI.2.1-Estados e índices de repleción.	154
VI.2.2-Reconocimiento de ítems alimentarios.	155
VI.2.3-Estrategia alimentaria.	157
VI.3. Resultados.	159
VI.4. Discusión.	170
CAPÍTULO VII. Consideraciones finales y propuestas de control.	178
Bibliografía.	184

Agradecimientos.

Quiero agradecer las personas que más quiero y admiro, mi familia. A mis viejos (Isidro y Tere) por su paciencia y apoyo incondicional; porque gracias a su esfuerzo constante estoy donde estoy y tengo la suerte de poder disfrutar tanto de lo que hago. Me dieron todo y más, ellos son y serán mi ejemplo a seguir para el resto de mi vida; por enseñarme a nunca bajar los brazos sin importar cuál sea el problema que tenga adelante mío. A mi hermana y a su alma gemela (Mer y Roque), por mostrarme que si uno tiene un sueño lo único que tiene que hacer es estar dispuesto e ir a buscarlo. A Teo, por su amistad incondicional y porque el sólo hecho de tener su presencia debajo de mis pies cuando trataba de escribir me cambiaba el humor.

A mis directores (Darío y Claudio) quienes confiaron en mí y me orientaron continuamente, por tener la inmensa paciencia de trabajar con un “vasco trabado”. En el caso de Darío por su ayuda no sólo en lo profesional sino también en lo personal; además por su amistad y por el hecho de mostrarme que tanto en la vida como en la biología todo es dinámico y multi-dimensional. A toda la gente de los dos laboratorios en los cuales desarrollé la tesis (Intech-Ilpla). En el Laboratorio de Ecología y Producción Pesquera (Intech) a Javi, Faca, Balboni y Pato, porque siempre se laburaba con buena onda y la risa estaba asegurada. En el Laboratorio de Ecología de Peces (Ilpla) a Miriam, Nacten, Ari, Pirimpi, Vivi y a toda la gente del laboratorio de Cuenca del Salado que siempre me reciben con buena onda. Quiero remarcar en especial la ayuda y la amistad incondicional de Javi (alias: Ergumine, Anchoveta, Palomo, Pupú, etc.) quien es prácticamente un hermano.

A todos los que me acompañaron y me dieron una gran mano durante las 24 campañas, las cuales eran literalmente una tortura física, al Keviano, Javi, Balboni, Faca, Joaco, Conde, Manuel, Pato, Andrés, Pancracio, Otto, Hernán, y al pescador “Coco”. En el caso del último también quiero agradecerle por brindarme su conocimiento de años trabajando con estos peces tan increíbles. A Andrés Jaureguizar por tantas noches de risas cuando nos quedábamos en las campañas y por su ayuda (técnica y psicológica) en parte de la realización de la tesis. A Carlos Lasta, por confiar en mí para desarrollar este tema de tesis doctoral y por el acceso al Centro de Estudios de Recursos

Costeros (CERC). A Silvia Plaúl (Grosa) por su ayuda con la realización de los cortes histológicos; a Eleonora Carol por brindarme su conocimiento e información sobre los Humedales de Ajó; a Raúl Campos por darme una mano grande con el reconocimiento de los diferentes ítems alimentarios.

Al resto de mi familia, mis tíos (Juan Miguel, Irene, Isa y Rodi), mis primos (Joaco, Juli, Juan Pablo, Doli, Berni y Lucas), a mi abuela (Antonia) y a mis abuelos que no están (Miguel, Ulises y Teresa).

A todos mis grupos de amigos, ya que sin distraerme un poco era imposible terminar la tesis:

A los Cónclaves con Fer, Dai, y Javi (Pulpo).

Al todo el grupo de gente increíble que forma los Pecetos-1, con quienes disfruté todos los viajes que hemos hecho.

A mis hermanos de la vida Joaco, Diego y Luqui, en especial a Joaco con quien compartimos la misma fascinación por la biología.

A mi segunda casa, el Club Regatas La Plata y a toda la hermosa banda de amigos que tengo dentro de Villa Locura (Jorge, Andrés, Diego, Joaquín, Fer, Pipo, Carlos, Tomat, Gonza, Peti, Lyon, Nico, Tachu, Martín, Yuyo, Gato, Berni, Emilio, Esteban, Fran, Fede, Alfonso y Pablo)

A los chicos del Colegio Vergara (Enrique, Ezequiel, Javi, Nacho “el bilardista”, Coco y Nacho).

A la Fraternidad de G.O.T. (Churro, Juli G, Tito, Juli, Joaco, Juan Pablo, Luqui y el Negro).

A los pibes del gimnasio (Narigón, Mimo, Nika Gartcht y el Colo).

Al Club Gimnasia y Esgrima La Plata, por alegrarme todos los fines de semana.

A los tres evaluadores de mi tesis doctoral Mirta García, Andrés Milessi y Víctor Cussac, ya que sus aportes fueron clave para mejorar de manera sensible a los contenidos del manuscrito.

A la Comisión de Investigaciones Científicas (CIC) y al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) por la becas que me permitieron realizar la tesis.

Finalmente, quiero agradecer a todos los docentes que tuve a lo largo de mi educación pública y gratuita dentro de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de la Universidad Nacional de La Plata.

Resumen.

Este trabajo tuvo como objetivo principal conocer la biología y ecología poblacional de la carpa común (*Cyprinus carpio*) en los Humedales de Ajó, con el fin de aportar información que permita diseñar estrategias enfocadas en el manejo de esta especie exótica dentro de esta área protegida. La hipótesis central se basó en comprobar que la carpa común en los Humedales de Ajó ha encontrado un ambiente propicio para el desarrollo de una población local auto-sostenida y se convirtió en la especie de pez dominante. El trabajo de campo abarcó un lapso de dos años, entre abril de 2009 hasta marzo de 2011, para lo cual se efectuaron 24 muestreos ictiológicos mensuales, registrándose además fluctuación de las variables ambientales (nivel hídrico, temperatura, entre otros). A los ejemplares de carpa capturados se los procesó efectuándoles diferentes procedimientos dependiendo el tipo de análisis biológico (condición, reproducción, crecimiento y alimentación). Los resultados mostraron que durante los muestreos se reconocieron dos escenarios hidrológicos, uno de niveles bajos o “sequía”, en el que el agua se concentra en canales artificiales (CA), y otro de niveles altos o “inundación”, donde el agua discurre de dichos canales artificiales hacia las zonas aledañas formando los arroyos naturales (AN). Los resultados obtenidos mostraron que durante los momentos de niveles elevados la especie se desplaza desde los CA a los AN, haciendo un uso integral del humedal. Se comprobó que la población de este organismo exótico ha alcanzado niveles de abundancia relativa elevados cuando se comparan con otros ambientes de la región pampeana, destacándose como la especie dominante tanto en número como biomasa. Los análisis de los diferentes aspectos biológicos indicaron que, en el caso de la **condición corporal**, los individuos presentaron una fluctuación de carácter estacional, que se encontró fuertemente influenciada por las oscilaciones del nivel hídrico del ambiente. Así, se detectaron valores bajos de condición durante la sequía, mientras que durante la inundación se observaron los registros máximos particularmente en las instancias previas al desove. Los **análisis reproductivos**, comprobaron que la especie presenta un ciclo anual con un patrón estacional de los estadios de maduración a lo largo de los meses. El evento de desove ocurre al menos una vez al año en primavera y es asincrónico, fluctuando en el

momento que se produce y en su extensión. Cabe destacar que la ocurrencia de este evento reproductivo no garantiza un reclutamiento para el año siguiente, ya que el éxito del mismo se encontró asociado a las condiciones ambientales. En base a esto, en la población de carpas que habita los Humedales de Ajó los reclutamientos no ocurrieron de manera equivalente año a año sino que presentarían una periodicidad de carácter más episódico. La especie presentó una fecundidad absoluta promedio de 226921 ovocitos maduros (± 76512 DS) por hembra y la talla de primera madurez fue de 344 mm para las hembras y de 306 mm para los machos. Con respecto a los **análisis de crecimiento** se realizó un seguimiento mensual de una cohorte nacida en el periodo de estudio durante 14 meses consecutivos, registrándose el incremento tanto de la talla corporal como en las escamas. La especie presentó un crecimiento con patrón estacional marcado para el primer año, caracterizado por ser mayor durante los meses cálidos, alcanzando los 200 mm al año de vida. Los **análisis de dieta** demostraron que la dinámica de la actividad alimenticia de la carpa común dentro del sitio de estudio exhibió un patrón estacional, intensificándose durante los meses de primavera y fuertemente ligada al incremento de los niveles hídricos del ambiente. La dieta de la carpa estuvo vinculada al bentos y se caracterizó por ser de tipo omnívora con una marcada tendencia hacia la herbivoría. Presentó un amplio espectro trófico, con una estrategia alimenticia de tipo generalista la cual se tornó especialista dependiendo el biotopo y el período hídrico considerado. Se determinó que es posible a implementar en el área, artes de pesca selectivos para la especie y de este modo **controlar su población**. La selección de artes depende del período hídrico en que se encuentren los humedales y el momento del año ya que su efectividad se ve afectada por la respuesta de la especie a estas variables. Durante los períodos de niveles bajos, debido a que la población se concentra en los CA la pesca activa con red de arrastre sería un método eficiente de extracción. En cambio, en los períodos de niveles altos el control mediante pesca debería concentrarse en los sitios que vinculan los CA con los AN, dado que son verdaderos cuellos de botella y pasos obligados en los desplazamientos que realiza, desde los CA hacia los AN. En estos puntos deberían utilizarse artes de pesca pasivos, principalmente trampas o redes agalleras. Además, otra forma de extracción

eficiente sería el uso de espineles durante períodos de sequía como alternativa a la red de arrastre ya que este arte no perturba tanto físicamente al ambiente como la red referida. Al considerar que esta especie invasora habita prácticamente todos los sistemas hídricos de la Región Pampeana, su remoción completa por pesca es prácticamente imposible, sin embargo, una solución podría ser la implementación de planes de extracción permanentes, coordinados entre los entes gubernamentales y las partes locales interesadas, que controlaría la población de carpas y generaría puestos de trabajo a nivel regional.

Abstract.

The main objective of this study was to know about the biology and the population ecology of the common carp (*Cyprinus carpio*) in the Wetlands of Ajó, to provide useful information for develop management strategies for this exotic species within this protected area. The hypothesis of this work was to prove that the common carp has found in the Wetlands of Ajó a suitable environment to develop a local self-sustaining population and became the dominant species of fish. The field work covered a two years period, from April 2009 to March 2011, with 24 monthly sampling dates, registering ichthyological data and the fluctuation of environmental variables (hydrometric level, temperature, among others). The specimens captured were processed by different procedures depending on the type of biological analysis carried out (condition, reproduction, growth and feeding). The results showed that during the sampling period, two hydrological scenarios were recognized, one with lower water levels or “drought” and another with higher water levels or “flood”. During the first one, the water was restricted to artificial channels (AC), while during the second the water discoursed from those channels to the surrounding areas producing natural streams (NS). The findings obtained showed that during high water periods the species exhibited lateral movements from the channels to the NS. It was found that the population of this non-native organism has reached high levels of relative abundance when is compared to others environments of the Pampean Region and has become the dominant species either in number and biomass. The analysis of the different biological traits indicated that, in the case of **body condition**, the specimens exhibited a seasonal fluctuation pattern strongly influenced by the oscillations of the water level. Thus, lower values of body condition were found during drought periods, while during higher water level periods the body condition records increased, particularly when fish are ready for the spawning. The **reproductive biology** analysis, the annual cycle showed a seasonal pattern of the development stage of the gonads along the studied months. The spawning event occurs at least once a year in an asynchronous way in spring with variable intensity. It is important to remark that the occurrence of a spawning event does not guarantee recruitment for the

next year, because their success was found to be related to the environmental conditions. Based on these findings, it is possible to indicate that for this population, the recruitment is inter-annual and episodic. The species showed an average annual fecundity of 226921 mature oocytes (± 76512 SD) by female, and the length of first maturity reached 344 mm for females while 306 mm for males. The **growth** analysis, was carried out by monthly monitoring of a young individuals (age 0+) over 14 consecutive months, recording their increase, body size and by lepidological means. The species shows a seasonal growth pattern for the first year, characterized for being higher during warm months, reaching 200 mm for the first year of life. **Diet** studies showed that the feeding activity of carp showed a seasonal dynamics, being more intense during the spring and also linked to the increment of water levels in the environment. Moreover, the diet of this cyprinid was linked to the bottom and was omnivorous with a marked tendency toward herbivory. Carp showed a wide trophic spectrum, exhibiting a generalist feeding strategy which became specialist depending on the biotope and the water period. It was determined that is possible to apply selective fishing gears for the species in order to **control its population**. The fishing gear election is dependent on the hydrologic scenario and the time of year because its efficiency is linked to both variables. During drought periods, is recommended the use of trawl net because the population is restricted to the CA, and this kind of net is an efficient method for the extraction of carp specimens. Instead, during periods of high levels control by fishing should focus on sites that connect the CA with the NS (ditches, minor channels), because they are real bottlenecks and in these specific points, passive fishing gears would be effective, for instance tramps or gillnets. In addition, another fishing gear that could have effective results is the use of long-lines because carp uses these environments for feeding and this fishing gear produce less physical alterations of environment than the trawl net. Whereas the carp inhabits almost all water systems of the Pampean Region its complete removal by fishing is virtually impossible, however, implementing permanent extraction plans, coordinated between government authorities and local stakeholders, could favour the control of carp population and generate jobs positions at regional scale.

CAPÍTULO I.



Imagen obtenida de internet

-INTRODUCCIÓN GENERAL

LA CARPA COMÚN

ÁREA DE ESTUDIO

OBJETIVOS E HIPÓTESIS DE TRABAJO

CAPÍTULO I. Introducción general.

I.1- La carpa común.

Sin temor a exagerar se puede asegurar que la historia de la carpa, su manejo y distribución reflejan en buena medida la evolución de la humanidad en los últimos 2000 años. El nombre genérico proviene del griego (*kyprinus* o *kyprianus*) utilizado por Aristóteles (384-322 A.C.; 1862) y que probablemente deriva de “Kypriis” (latín *Cypria*). Este último, es un nombre secundario para la diosa del amor Afrodita, lo cual podría deberse a que ya desde ese entonces era conocida la elevada fertilidad que la especie poseía junto con sus eventos masivos de desove, y que fuera posteriormente latinizado a *Cyprinus* (Balon, 1995). En relación al epíteto específico, proviene del nombre vernáculo de la especie en celta (*charpho* o *carfo*), que gradualmente fue modificado hasta el actual *carpio* (Balon, 1995).

I.1.1-Origen, distribución original y domesticación.

La distribución original de la especie es discutida, ya que desde tiempos remotos ha sido dispersada por antropocoria en diversos puntos de Europa y Asia (Balon, 1995). El registro paleontológico indica que la forma ancestral de este organismo probablemente aparece en el área del Mar Caspio a finales del Plioceno (hace 2,5 millones de años) (Balon, 1995). Posteriormente, se traslada naturalmente hacia las cuencas de los Mares Caspio y Aral (Berg, 1964), desde donde coloniza el Río Danubio, desde hace aproximadamente 8000 ó 10000 años (Balon, 1995). Luego la especie naturalmente migra hacia el este (Asia) y hacia el oeste (Europa del Este).

Durante el apogeo del imperio Romano, hace alrededor de 2000 años, la especie fue transportada hacia Grecia e Italia y cultivada en estanques para ser utilizada como alimento (Balon, 2004). En este sentido, excavaciones arqueológicas en asentamientos romanos muestran que los restos óseos de carpas dominan sobre los de otras especies de peces, indicando que el cultivo en esta época era una práctica popular (Balon, 1995). Luego de la caída del imperio y hasta aproximadamente el siglo X, se cree que la cría de la especie en estanques estuvo principalmente vinculada a los monasterios (Hoffman, 1995; Balon, 2004). En el siglo XII, se presume que ocurre

la domesticación real de la especie en Europa y que, posteriormente, entre los siglos XIV-XV, el cultivo de la “carpa común” o “carpa europea” se expande hacia todo el continente (Balon, 2004). A partir del éxito en Europa el cultivo luego se extiende hacia el continente Asiático, en donde la cría de ciprínidos ya era una actividad común, situación que ha generado controversia sobre el origen exacto y distribución original de la especie (Balon, 1995; 2004). Después de varios siglos de cultivo, se produjo una selección artificial hacia los ejemplares más robustos y gibosos, que produjo que actualmente se observen algunas diferencias entre la forma domesticada y la forma silvestre del Río Danubio (Figura I.1). A su vez, comenzaron a aparecer formas con irregularidades en la disposición de las escamas en el cuerpo, que también fueron blanco de una selección. Esta situación, ha llevado a que en estos días es posible hallar formas totalmente escamadas “carpa común” (*C. carpio* var. *communis*), parcialmente “carpa de espejuelos” (*C. carpio* var. *specularis*) o sin escamas “carpa cuero” (*C. carpio* var. *nudus*) (Figura I.1) (Brylińska, 1986; Gorda et al., 1995; Pokorny et al., 1995). Luego entre los siglos XVIII-XIX la especie fue introducida, prácticamente, en todos los continentes con fines ornamentales y de acuicultura (Balon, 2004; FAO, 2011; Fish Base, 2014). En la actualidad es una de las especies más cultivadas a nivel mundial con una producción anual de casi 3,5 millones de toneladas al año (FAO, 2010).

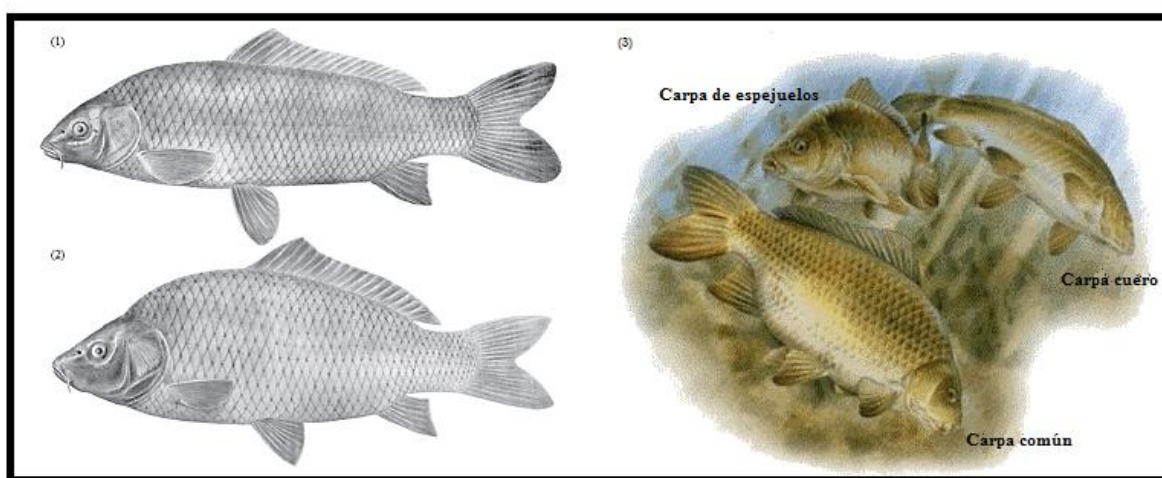


Figura I.1. Morfotipos de “carpa común o europea” (Antipa, 1909): 1- forma silvestre; 2- forma domesticada del Río Danubio; (3) formas con variaciones en la disposición de escamas en el cuerpo.

I.1.2-Ubicación taxonómica.

- PHYLUM CHORDATA ➤Subphylum Craniata ➤Superclase Gnathostomata ➤Clase Actinopterygii ➤Subclase Neopterygii ➤División Teleostei ➤Subdivisión Ostariocupleomorpha ➤Superorden Ostariophysi
- Orden Cypriniformes
- Familia Cyprinidae
- Cyprinus carpio* (Linné, 1758)◀

I.1.3-Descripción morfológica.

Los cypriniformes son un grupo de peces bastante diverso (3200 especies) típico de la región Holártica (Balon, 1995) que incluye a los Cyprinidae, que es la familia de peces dulceacuícolas con mayor número de especies de todo el mundo (2420 especies) (Nelson, 2006). En este grupo es posible destacar a la carpa (*Cyprinus carpio*), conocida también como “carpa común” o “carpa europea”.

La carpa común es una especie de estructura corporal robusta, poco comprimido, sutilmente curvado en el vientre y arqueado en el dorso (Figura I.2). El cuerpo generalmente está totalmente cubierto por escamas regulares, con una coloración amarillenta en la región ventral, dorada con matices marrón-pardos en la dorsal y las aletas rojizas. Posee una boca protráctil, en la posición sub-terminal, con dos barbillas sensitivas a cada lado asociadas a la quijada superior. La capacidad de protruir la boca está asociada con la relación móvil entre el mesetmoides con el resto de los huesos del techo del paladar, carácter que es típico de la familia cyprinidae. La carpa carece de dientes en la cavidad oral, pero presenta dientes faríngeos anchos, de tipo “molariforme”, a la altura de los arcos branquiales. La región cefálica carece de escamas, el contorno dorsal de la cabeza se continúa con una curvatura suave hasta una larga aleta dorsal con 20-26 radios, con el cuarto osificado en forma de espina aserrada posteriormente. Las aletas pectorales se encuentran en posición ventral y están compuestas por 16-17 radios; las aletas pélvicas con 5-8 radios se encuentran en posición abdominal; la aleta anal con 8 radios, con estructura similar a la aleta

dorsal. Por último, una aleta caudal emarginada con 18-20 radios, formando lóbulos de forma redondeada (Ringuelet et al., 1967). La especie presenta una talla promedio de 380-470 mm y puede alcanzar los 1000 mm (Kottelat & Freyhof, 2007).

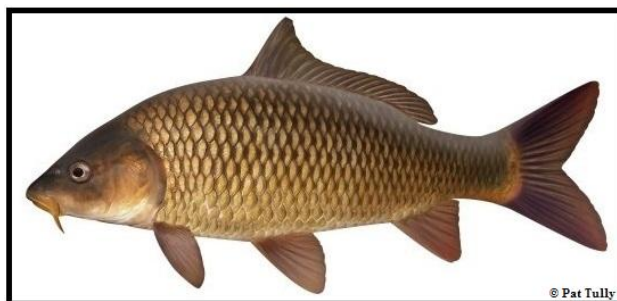


Figura I.2. “Carpa común o carpa europea”.

I.1.4-Atributos biológicos.

Las mismas cualidades que hacen de la carpa un pez muy utilizado en la acuicultura son las que han generado que la especie sea tan exitosa como un organismo invasor, facilitando su dispersión y persistencia a lo largo de todo el mundo.

Se trata de una especie eurioica de hábitos bentónicos, con una elevada versatilidad ecológica, evidenciada, entre otras cosas, por su tolerancia a amplios rangos en las variables ambientales (Colautti, 1997; Koehn, 2004). En este sentido, es una especie euritérmica, pudiendo habitar tanto ambientes con temperaturas máximas de 40 °C, como así también, lagos que se congelan durante los períodos invernales (Panek, 1987; Koehn, 2004). A su vez, los requerimientos de oxígeno de la especie no son elevados, ya que posee la capacidad fisiológica que le permite transportar bajas concentraciones de oxígeno en sangre y, simultáneamente, altas de dióxido de carbono (Panek, 1987; Koehn, 2004). Con relación a la salinidad, a pesar de ser un pez típicamente dulceacuícola, tolera ambientes estuariales y salobres (Crivelli, 1981; Solari et al., 2009; Solari, 2013), que pueden ser utilizados como “corredores” para colonizar nuevos ambientes (Candia, 1991; Colautti, 1997). En este sentido, se ha documentado que la especie puede presentar grandes movimientos migratorios (500 km), que pueden estar regulados por alimentación, colonización de

nuevos hábitats, escape de condiciones desfavorables, y principalmente, por variaciones térmicas estacionales y el desove (Candia, 1989; Osborne et al., 2009).

En relación con la reproducción, es una especie que madura tempranamente dependiendo el ambiente, los machos puede alcanzarla en el primer año de y las hembras en el segundo (Brumley, 1996). Además, está catalogada como uno de los peces dulceacuícolas más prolíficos, pudiendo llegar a liberar hasta dos millones de ovocitos en un solo evento de desove (Swee & McCrimmon, 1966; Swain, 1979). La temperatura óptima para el desove oscila entre 19-23 °C, deteniéndose por debajo de los 14 °C y superando los 28 °C (Swee & McCrimmon, 1966; Horvath, 1985). A su elevada fecundidad se le suma que, dependiendo de las condiciones ambientales, puede actuar como un desovador total, con un evento de desove al año (Swee & McCrimmon, 1966), o parcial, con más de uno (Scott & Crossman, 1998). En base a la temperatura del agua, el tiempo de eclosión oscila entre 3-6 días después de la puesta, las larvas eclosionadas presentan un rápido crecimiento, alcanzando una longitud cercana a los 200 mm en el primer año de vida (Colautti & Freyre, 2001). Es una especie con una alta tasa de crecimiento y elevada longevidad, los ejemplares de las poblaciones silvestres pueden llegar hasta los 20 años de vida y en cautiverio pueden alcanza casi 50 años (Panek, 1987).

Con respecto a la dieta, es un organismo omnívoro y de amplio espectro trófico que exhibe una plasticidad alimenticia sorprendente, ya que dependiendo de los recursos del ambiente puede consumir ítems tanto de origen animal como vegetal (Colautti & Remes Lenicov, 2001; García-Berthou, 2001). A su vez, la especie puede alimentarse en toda la columna de agua (inclusive en superficie), aunque, normalmente se halla asociada al bentos en donde realiza actividades de forrajeo (Sibbing & Uribe, 1985; Panek, 1987). Asimismo, pueden sobrevivir prolongados períodos de inanición debido a ciertas adaptaciones fisiológicas (i.e., disminución de la actividad de enzimas hepáticas) que le permite disminuir su metabolismo cuando escasean los recursos (Bastrop & Spangenberg, 1991).

En definitiva, la carpa posee una gran plasticidad ecológica y atributos biológicos en los que radica el éxito como organismo invasor y colonizador de nuevos ambientes a nivel global.

I.1.5-Hábitat óptimo y tipos de ambientes que ocupa.

En general, prefiere cuerpos de agua eutróficos de clima templado, con escasa profundidad, baja velocidad de corriente, elevada densidad de vegetación y fondos fangosos o arenosos. Sin embargo, en base a las continuas introducciones y a su capacidad adaptativa, ocupa una variada gama de hábitats, entre los que es posible enumerar sitios tan diferentes como grandes embalses, humedales, grandes ríos, arroyos y estuarios, entre otros (Panek, 1987).

I.1.6-Distribución actual.

Debido a las continuas introducciones en diversos puntos del planeta la carpa es una especie cosmopolita, presentando la distribución más extensa de todos los peces dulceacuícolas, encontrándose poblaciones silvestres prácticamente en todos los continentes (Sivakumaran et al., 2003).

I.1.7-Impactos que genera sobre el ambiente.

La carpa común, ha sido declarada como una de las 100 especies exóticas más perjudiciales a nivel mundial en base a los efectos negativos que genera sobre los ambientes naturales (Lowe et al., 2000; Schüttler & Karez, 2008). Ha sido catalogada por varios autores como un “ingeniero ecosistémico” (Crooks, 2002; Matsuzaki et al., 2009), término designado a los organismos que poseen la capacidad de controlar la disponibilidad de recursos mediante la habilidad de causar cambios físicos en el ambiente en materiales bióticos o abióticos (Jones et al., 1994; Crooks, 2002).

El ingreso de las carpas a nuevos sistemas acuáticos resulta en disrupciones ecológicas a nivel de las comunidades y del ecosistema, relacionadas, en gran parte, a los hábitos alimenticios (Crivelli, 1983; Sidorkewicz et al., 1996; Koehn et al., 2000). En este sentido, durante las actividades de forrajeo la especie succiona grandes cantidades de detritos, que luego son expelidas al medio, generando la resuspensión del sedimento. El aumento de las partículas en suspensión afecta la eficiencia alimentaria de organismos filtradores, tanto componentes del plancton como

peces (Weber & Brown, 2009). En el caso del zooplancton, puede alterar la composición de la comunidad, lo cual a su vez, puede generar un cambio indirecto en la composición de la comunidad fitoplanctónica (Figura I.3). En este sentido, puede ocurrir que la composición de la comunidad del fitoplancton cambie, desde una dominada por clorofitas (algas verdes) a una de cianobacterias (algas verde-azuladas), las que, además, compiten con las macrófitas por los nutrientes y la luz (Weber & Brown, 2009). Asimismo, las acciones de forrajeo de este organismo generan una disminución de las zonas ocupadas por macrófitas, tanto por una disminución de la zona eufótica como por incremento de la turbidez, como así también, por consumo directo de las mismas (Figura I.3). La reducción de estas zonas genera un impacto negativo sobre el ecosistema, ya que estos ambientes poseen una importante función ecológica, sirviendo como zona de cría y refugio de juveniles de peces, además de ser el hábitat de muchas especies de invertebrados bentónicos.

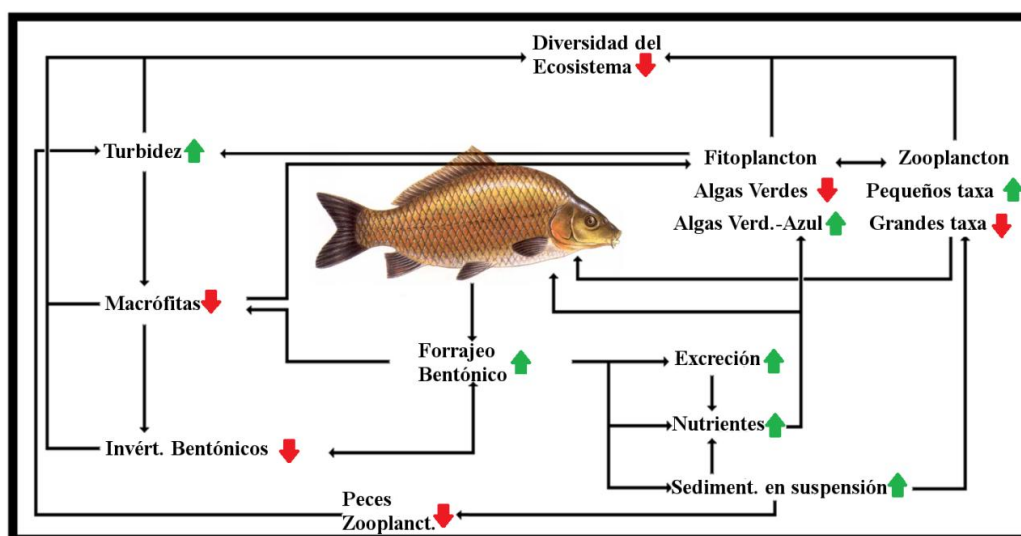


Figura I.3. Impactos de la carpa sobre el ecosistema acuático (Weber & Brown, 2009).

En base a lo expuesto, los hábitos alimenticios de la especie producen fuertes impactos sobre múltiples niveles tróficos de las comunidades dulceacuícolas, a través de acción directa (predación) e indirecta (ingenieros ecosistémicos) (Matsuzaki et al., 2009). En este sentido, a través de la bioturbación, la especie puede producir fuertes alteraciones sobre la calidad del agua, la dinámica de nutrientes, la composición de las comunidades y sobre procesos ecosistémicos, que se

traduce en una disminución de la diversidad del ecosistema (Crooks, 2002; Parkos et al., 2003; Matsuzaki et al., 2009; Weber & Brown, 2009). Teniendo en cuenta los cambios que la carpa genera sobre los ambientes que invade, resulta imprescindible conocer cuál es su situación poblacional en los cuerpos de agua que ha invadido en Argentina.

I.1.8-Situación en Argentina.

La introducción de la carpa común a nuestro país ocurre a mediados del siglo XIX, cuando se logra su aclimatación en pequeñas lagunas de la provincia de Entre Ríos, dicha situación representa el primer ingreso exitoso de un pez exótico en la República Argentina (Baigún & Quirós, 1985). Luego, a principios del siglo XX (1925 y 1926), es sembrada de manera oficial por el Ministerio de Agricultura de la Nación en los lagos de Palermo y en los estanques del Jardín Botánico, años después (1932) se trasladan ejemplares al lago del Bosque de la ciudad de La Plata (Mac Donagh, 1948). En 1943, se recolecta el primer ejemplar en estado salvaje en la provincia de Buenos Aires a la altura de Punta Lara en las costas del Río de la Plata (Mac Donagh, 1945) y es catalogado como un hecho ocasional y supone que su origen estaría asociado con individuos provenientes de criaderos ubicados sobre tributarios del Río Paraná en el sur de Brasil (Mac Donagh, 1948). Cabe mencionar, que ya en esa época el área mesopotámica era considerada un sitio propicio para el cultivo de la especie, y se realizaba con intensidad, en forma particular en Entre Ríos y en Misiones (Baigún & Quirós, 1985). Simultáneamente, a mediados del siglo XX, la especie fue transportada como objetivo de pesca comercial y deportiva hacia los embalses del centro del país, principalmente Córdoba y San Luis, desde donde colonizaron los ríos asociados con estos ambientes (Colautti, 1997). Dos décadas más tarde de su primer registro en el Río de la Plata, Candia et al. (1967) capturan dos ejemplares más, situación que genera que ya se la considere como un potencial invasor de los cuerpos de agua pampásicos (Ringuelet et al., 1967). Años más tarde, Baigún & Quirós (1985) efectúan un trabajo sobre la distribución de los peces exóticos en nuestro país, basándose en la información existente e indican una probable distribución que abarcaba una gran porción del centro del país, con el Río Colorado como límite austral (Figura

I.4). Cabe destacar que los autores proponen a la región Mesopotámica como posible centro de propagación, ya que el cultivo de la especie por particulares se practicaba desde un siglo atrás.

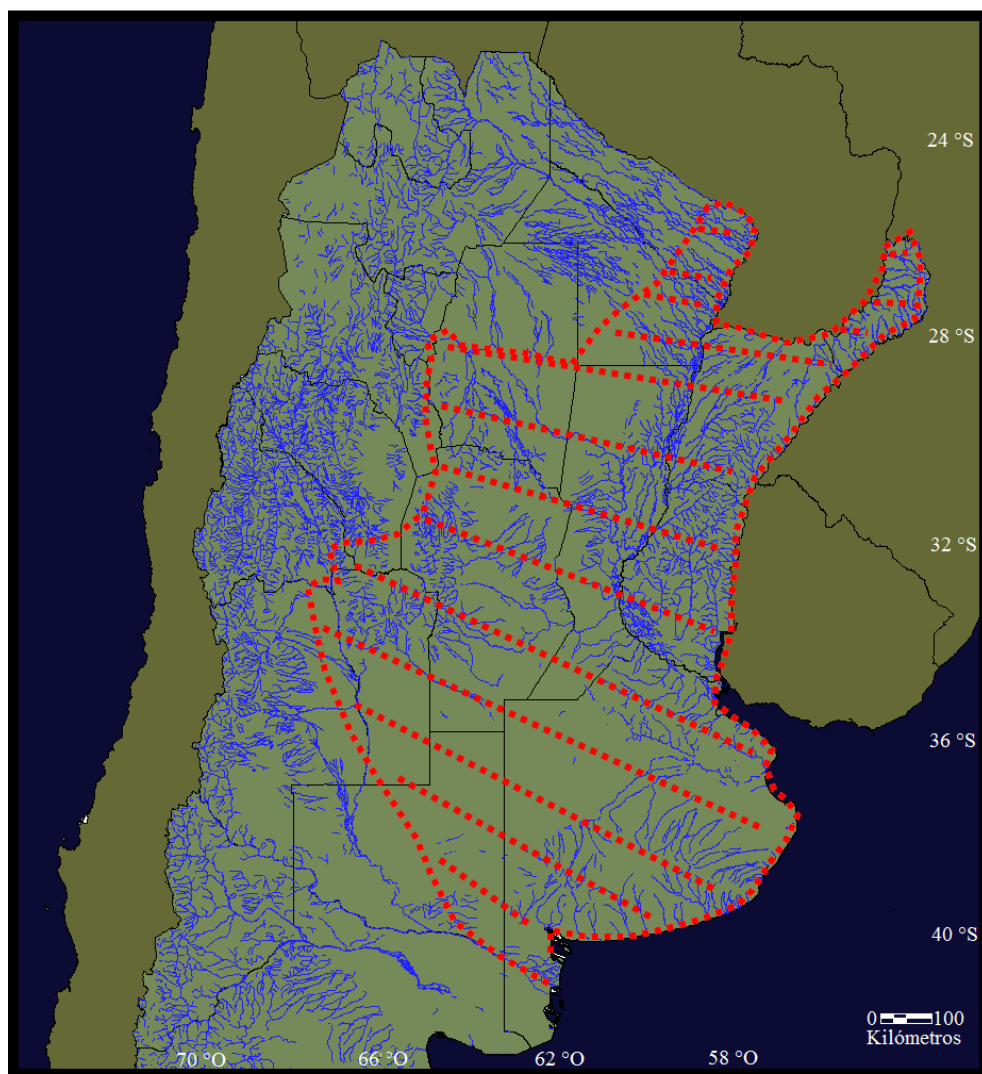


Figura I.4. En rojo se demarca la distribución para la carpa propuesta por Baigún & Quirós (1985).

A finales de la década del 80' y principios de los 90', se produce un incremento en el número de registros en gran cantidad de cuerpos de agua de la región pampeana, principalmente asociados con las cuencas del Río Salado y el Río Samborombón (Barla & Iriart, 1987; Candia, 1991; López et al., 1991; Miquelarena & López, 1995). Debido a esta gran expansión, Colautti (1997), realiza el primer estudio de tesis doctoral de nuestro país centrado en la biología de la especie en la laguna de Lobos, un cuerpo de agua de la cuenca baja del Río Salado. En dicho

trabajo, el autor plantea para la especie 3 posibles vías de colonización en la región Pampeana (Figura I.5):

1- Desde el Río Quinto, donde la especie vivía en estado silvestre, producto de las siembras de la década del 50' en los embalses del centro del país. Cabe destacar que los excesos hídricos del Río Quinto desagotan por escurrimiento laminar en la cuenca alta del Río Salado y, a su vez, hacia el complejo lagunar Hinojo-Las Tunas en Trenque Lauquen. Además, en la década del 80', se construyeron los canales artificiales Jaureche y Mercante, que vinculan este complejo lagunar con la cuenca del Río Salado, determinando así otro punto de contacto entre las cuencas.

2- Desde el Río Paraná, donde, como ya fue mencionado anteriormente, la especie ya se encontraba desde principios del siglo XX, proveniente de escapes accidentales de criaderos desde Misiones y Brasil. Algunos tributarios bonaerenses del Río Paraná nacen muy próximos a la cuenca alta del Río Salado y presentan canalizaciones (Canal Norte) que conectan ambas cuencas, produciendo así otra conexión.

3- Desde el Río de La Plata, llegando por el Río Paraná, colonizando la Bahía Samborombón y, posteriormente, los canales artificiales (Canales 1, 2, 9, entre otros), y los ríos Salado y Samborombón. Según Colautti (1997) esta es la vía más relevante, basándose en los aportes de Ringuelet (1975), Barla & Iriart (1987), Iriart & López (1989), que indican que la ictiofauna parano-platense de las lagunas pampásicas provino por esta vía, en períodos de baja salinidad. Reforzando esta hipótesis Candia (1991), capturó y marcó dos especímenes en la zona de Quilmes, en el Río de la Plata, y luego los recapturó aguas arriba de los ríos Salado y Samborombón, a unos 500 km de distancia. Lasta (1994) captura la primera larva de carpa citada para la Bahía de Samborombón, indicando que la especie ya se encontraba bien establecida en la zona.

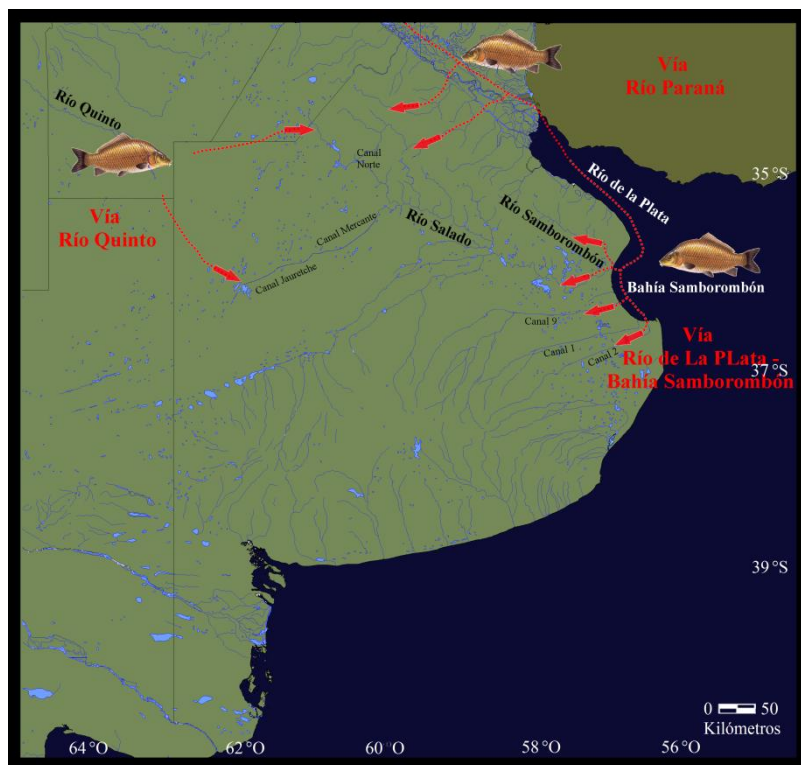


Figura I.5. Posibles vías de colonización de la carpa en la provincia de Buenos Aires (Colautti, 1997).

Paralelamente, a mediados de la década del 80' la especie es introducida para el control de macrófitas acuáticas en el sur de la provincia de Buenos Aires, en canales de irrigación de la cuenca baja del Río Colorado (Sidorkewicz et al., 1996; 1998). Más allá de que está ampliamente documentado que esta especie genera efectos nocivos sobre los ecosistemas acuáticos, los trabajos de Sidorkewicz et al. (1996; 1998), representan los únicos estudios realizados en nuestro país sobre los impactos negativos que la carpa genera sobre el ambiente, señalan que produce un incremento en la turbidez de los cuerpos de agua, además de una disminución de las zonas ocupadas por macrófitas. En el año 2002, es introducida por particulares con objetivos similares en el Río Negro (Beltrán, en el Departamento de Avellaneda) (Pérez & López Cazorla, 2008). Años más tarde, en el 2005, se la captura por primera vez en la cuenca media y baja del Río Negro (Alvear et al., 2007), ampliando hacia el sur la distribución propuesta por Baigún & Quirós (1985). Con lo que respecta a la situación actual de la especie en nuestro país, Maiztegui et al. (*en prensa*) realizaron una recopilación bibliográfica teniendo en cuenta más de 450 documentos y clasificaron los registros

como ‘naturales’ (arroyos, lagunas y ríos) o ‘artificiales’ (embalses) y evaluaron las tendencias temporales en la aparición de la especie, así como su expansión geográfica (Figura I.6). Además, teniendo en cuenta las variables ambientales de los sitios invadidos se aplicó el Índice de Similitud Ambiental (*ISA*) con el fin de indicar la semejanza ambiental entre estos sitios con otros del territorio argentino, obteniendo que casi la mitad de nuestro país presenta condiciones ambientales aptas para el desarrollo de la especie (Figura I.7).

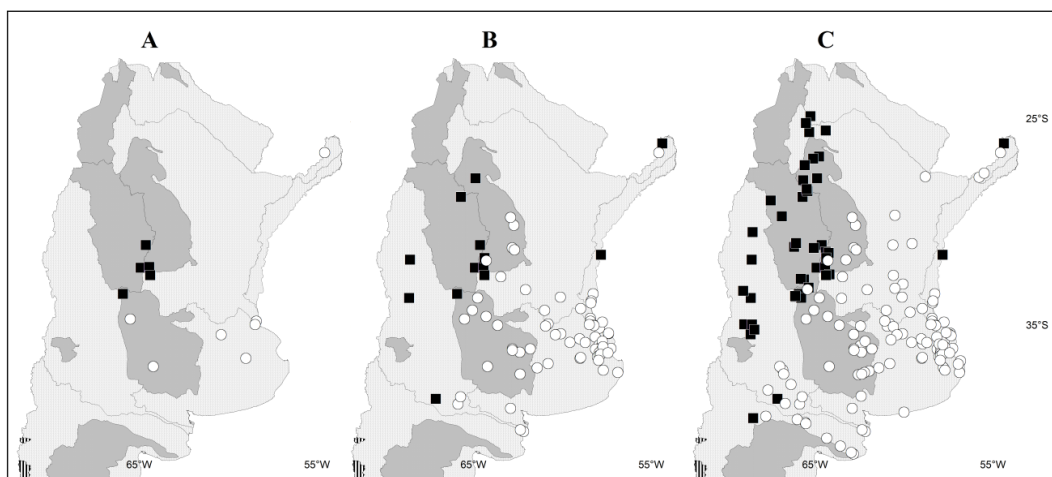


Figura I.6. Número acumulado de sitios invadidos por la especie: A- antes de 1970; B- hasta 1990; C- hasta 2014. Los círculos blancos y los cuadrados negros representan ambientes naturales y artificiales, respectivamente (Maiztegui et al., *en prensa*).

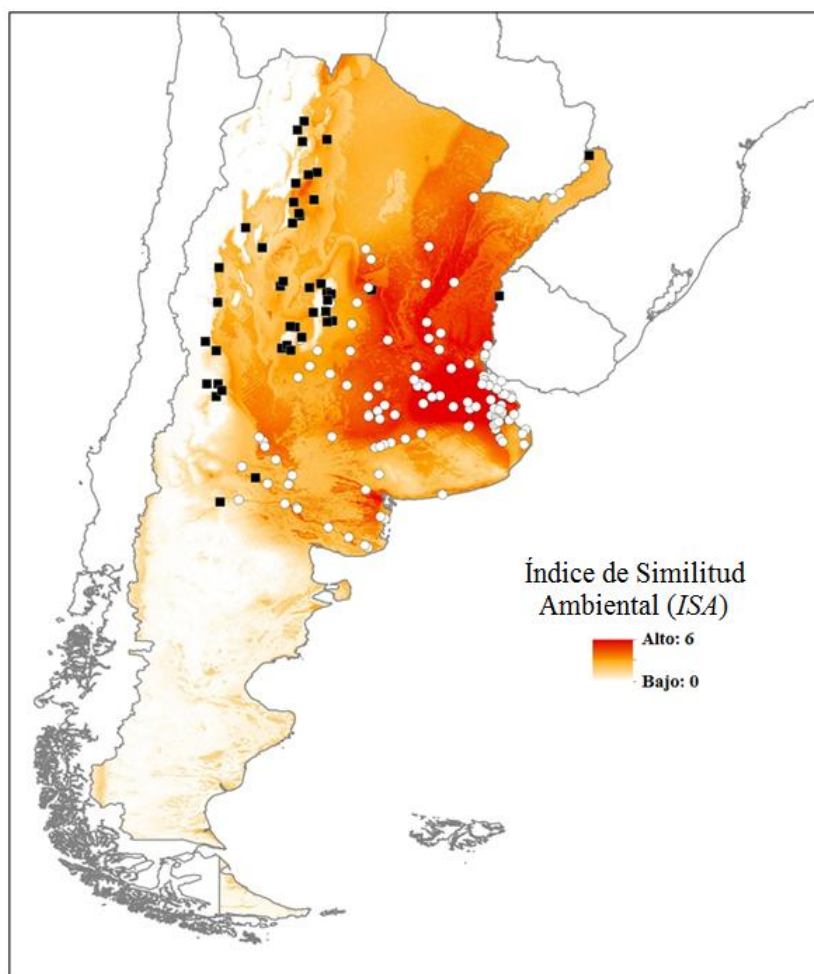


Figura I.7. Mapa de similitud ambiental (ISA) a sitios invadidos por la carpa en Argentina (Maiztegui et al., *en prensa*).

En base a lo mencionado, es posible observar que la especie exhibe una amplia distribución en nuestro país, presentado después del pejerrey (*Odontesthes bonariensis*), la distribución más extensa entre los peces de agua dulce de Argentina. Cabe destacar que, más allá de los sorprendentes atributos biológicos de la especie, el rol de las actividades humanas (siembras particulares, canalizaciones, construcción de embalses, etc.) ha jugado un papel fundamental tanto en el ingreso como en su posterior expansión a lo largo de la Argentina.

Como ya fue descripto por Colautti (1997), la expansión de la especie dentro de la provincia de Buenos Aires se habría producido aproximadamente en la década del 80', período en el cual región pampásica estuvo afectada por fuertes inundaciones que cubrieron una gran parte de

su superficie. Es muy factible que durante estos períodos la carpa común haya colonizado una zona de bañados someros, denominados los Humedales de Ajó, a los cuales puede haber ingresado desde el norte, a través de desplazamientos vía Río Ajó (Colautti, 1997), como también desde el noroeste por el curso natural Guido al Mar, ó a través de los canales que desaguan hacia los humedales los excesos hídricos de los partidos ubicados al oeste y sudoeste (Figura I.8).

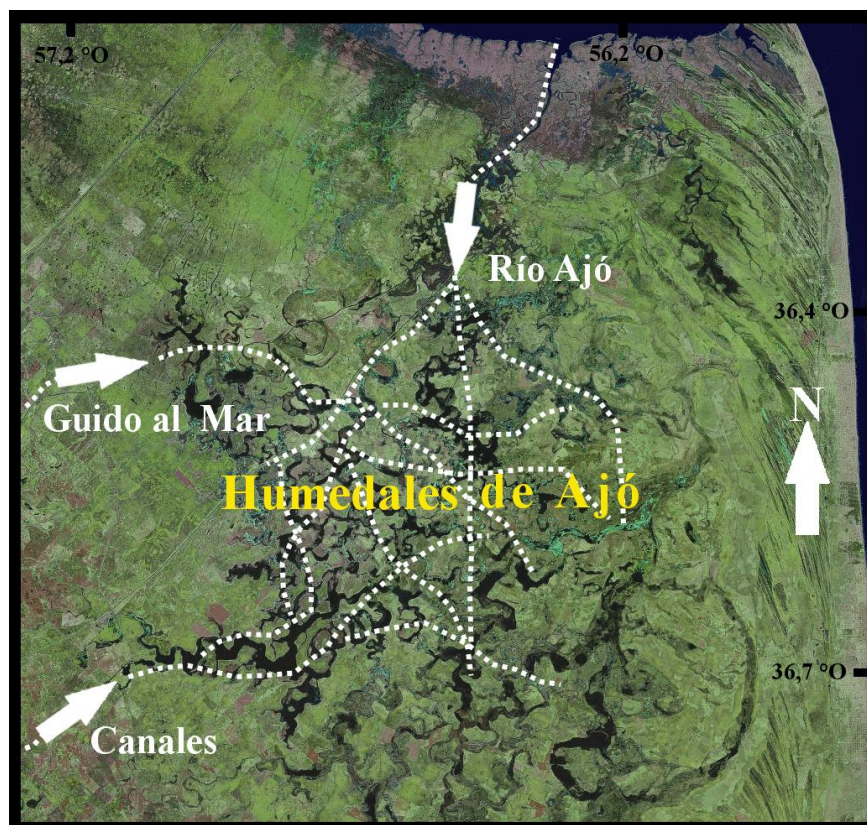


Figura I.8. Ingreso de la carpa hacia los Humedales de Ajó. Las flechas indican las probables vías: Río Ajó; Guido al Mar; Canales.

I.2. Sitio de estudio.

I.2.1-Región de la Pampa Deprimida.

Entre la amplia gama de ambientes acuáticos invadidos por la carpa a lo largo del territorio argentino es posible destacar la Región de la Pampa Deprimida, ubicada en el centro-este de la provincia de Buenos Aires, entre los 34-38°S y los 57-62°O, con una superficie aproximada de 90000 km² (Soriano, 1991; Carol, 2008). Dicha región está delimitada hacia el norte por las nacientes de los tributarios del Río Paraná, al sur por el Sistema Serrano de Tandilia, hacia el este por el Río de la Plata externo y al oeste por la cuenca alta del Arroyo Vallimanca (Figura I.9). Consiste en una vasta llanura localizada en una ancha depresión de escasa pendiente, situación que dificulta el drenaje del agua y promueve, pese a su clima, la generación de un sistema de drenaje complejo de tipo endorreico o arreico (Ghersa et al., 1998). Desde el punto de vista climático, el área está catalogada según la clasificación de Köppen-Geiger como templado-húmeda (Kottek et al., 2006), con una temperatura media anual que oscila entre 17 °C en el norte y 14 °C en el sur (Diovisalvi et al., 2010). El régimen de las precipitaciones de la región indica que la media anual fluctúa entre los 900-1000 mm al año, con un decrecimiento en dirección norte-sur y una estacionalidad marcada con veranos más lluviosos, con un pico máximo durante el mes marzo (Dangavs, 1988; Carol, 2008). Por otro lado, la evaporación anual promedio ronda los 800 mm y también es de carácter estacional, alcanzando valores máximos durante los meses de verano (Carol, 2008).

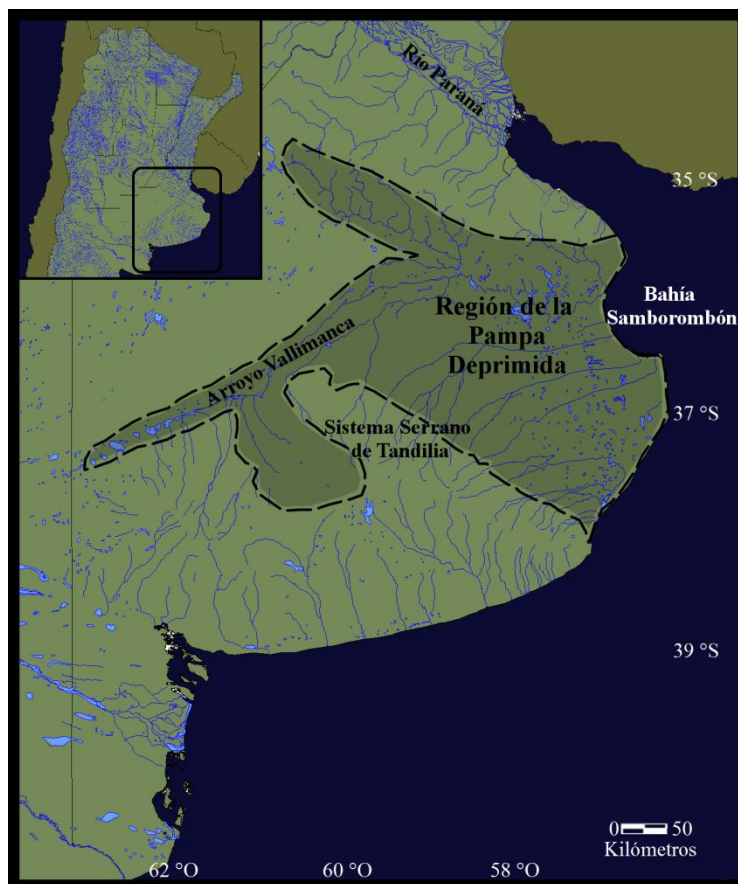


Figura I.9. Región de la Pampa Deprimida (Soriano, 1991).

Un rasgo típico de la región es la alternancia entre períodos plurianuales de déficit hidrológico o sequía y períodos de exceso hídrico o inundación (Vervoorst, 1967), situación que combinada con la geomorfología del área genera que en las zonas más deprimidas de la planicie se desarrolle un importante sistema de humedales y lagunas (Iriondo, 1989). Las características geológicas y el bajo relieve de la llanura pampeana (Tricart, 1973) determinan en gran parte la magnitud y duración de los cambios hidrológicos que están directamente vinculadas al régimen de precipitaciones en la región (Fuschini Mejía, 1993; Rosso, 2008). El tiempo de permanencia del agua varía directamente con el balance precipitación-evapotranspiración durante el ciclo de sequía-inundación típico del paisaje pampeano (Rosso, 2008).

Hidrológicamente, Frenguelli (1956) reconoce en la Pampa Deprimida bonaerense 3 grupos o cuencas lacustres principales:

1- *Cuenca Septentrional*: en donde el colector principal de la red hidrográfica es el Río Salado, el cual nace en el Sur de la provincia de Santa Fe y recorre más de 600 km a través de la provincia de Buenos Aires hasta desembocar en la Bahía Samborombón (Figura I.10). Esta cuenca comprende el sector de cuenca alta y media del Río Salado hasta el Sistema de las Encadenadas del Este a la altura del partido de Chascomús (Figura I.10).

2- *Cuenca Diagonal*: cuyos tributarios más importantes son los Arroyos Vallimanca y las Flores, que se conectan a la cuenca del Salado a la altura de la laguna Las Flores. Cabe destacar en este sector se construyeron los canales Ameghino y el Canal 16 con el objetivo de drenar el área en los momentos de inundación.

3- *Cuenca Marginal*: con un gran número de cursos de agua de origen natural y artificial que desembocan en la Bahía Samborombón. Entre los primeros, se destacan el Río Salado y Río Samborombón, mientras que en el segundo caso podemos mencionar el Canal Aliviador del Salado y los Canales 15, 9, 1 y 2 (Figura I.10).

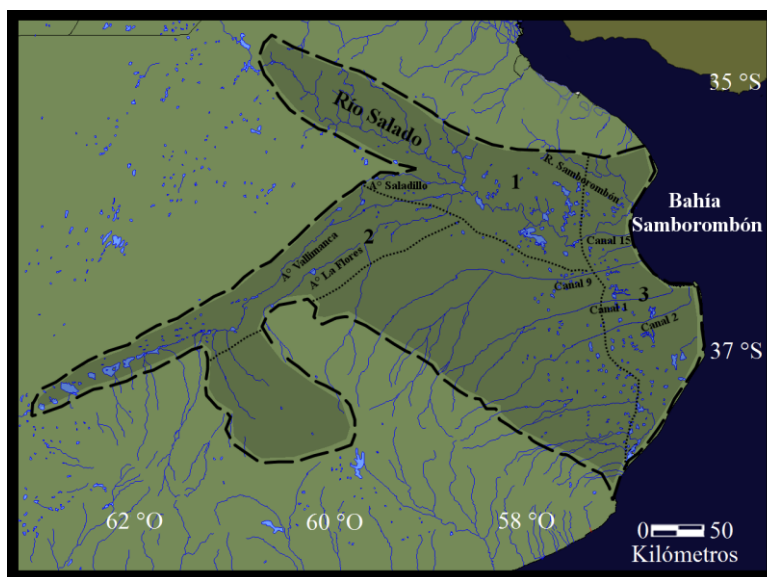


Figura I.10. Cuencas lacustres de la Pampa Deprimida: 1. Cuenca Septentrional; 2. Cuenca Diagonal; 3. Cuenca Marginal (Frenguelli, 1956).

Dentro de esta última cuenca, bordeando el contorno de la bahía y abarcando parte del Cabo de San Antonio se desarrolla la Planicie Costera de Ajó (Violante et al., 2001) (Figura I.11). En esta

planicie se reconoce uno de los humedales más extensos del territorio argentino con un área de 244000 ha, el Humedal de la Bahía Samborombón (Figura I.11). Este ambiente es uno de los más diversos de nuestro país, albergando una notable riqueza florística y faunística, razón por la cual entidades internacionales lo han declarado como sitio Ramsar (1997) (Scott & Jones, 1995). Cabe destacar que en la porción sur de este extenso humedal se localizan las áreas protegidas Reserva Natural Integral Provincial Rincón de Ajó, el Parque Nacional Campos del Tuyú y la Estación Biológica Punta Rasa. Al sur de la zona referida, se localiza el área de trabajo de la presente tesis doctoral, los Humedales de Ajó.

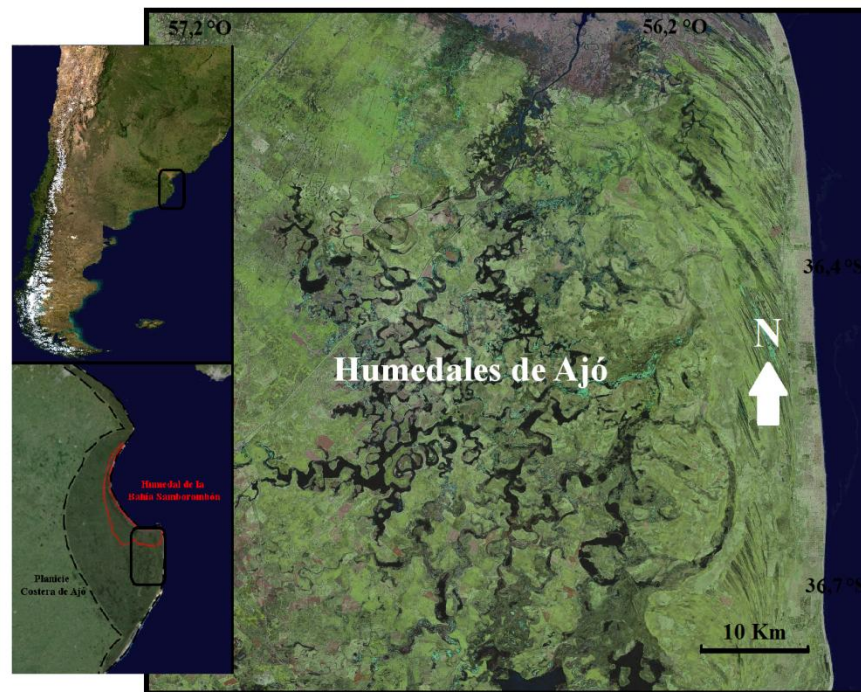


Figura I.11. Zona de la Planicie Costera de Ajó (Violante et al., 2001), Humedal de la Bahía Samborombón y sitio de estudio, Humedales de Ajó.

I.2.2-Humedales de Ajó.

El sitio de estudio seleccionado se caracteriza por su escasa pendiente y por presentar una entramada red de drenaje en la cual se reconoce una zona de bañados someros o de “pantanal” formada por antiguos canales de marea de morfología meandrosa y alta sinuosidad (Carol, 2008; Solari, 2013). Localizado entre los 36°28’-36°44’S y los 57°09’-56°56’O abarca una zona de

aproximadamente 900 km². El área estudiada se encuentra dentro del partido de General Lavalle y comprende los ambientes acuáticos aledaños al sur del Canal 2 y del arroyo El Palenque. El área está delimitada al norte por la Ruta Provincial N° 11 y por el arroyo natural Guido al Mar, hacia el sur por el Sistema lagunar Salada Grande, al este por la cadena de cordones de médanos que van desde Punta Rasa hasta Punta Médanos y hacia el oeste por la Ruta Provincial N° 56 (Figura I.12).

Clima.

El clima es subhúmedo-húmedo, mesotermal, con escasa o nula deficiencia de agua (Thorntwaite, 1948), presentando una temperatura media anual de 14,6 °C, con valores mínimos medios de 8,6°C en el mes julio, y máximos medios de 20,6 °C durante el mes de enero (Carol, 2008). Los registros históricos de las precipitaciones de la zona (1887-2002) presentan un valor promedio anual de 970 mm con alternancia entre períodos secos y húmedos, con valores mensuales que alcanzan un pico máximo de 91 mm en marzo y un mínimo de 67 mm en junio (Carol, 2008, Carol et al., 2013). A su vez, la evapotranspiración determinada por el método de Thorntwaite & Mather (1955) no supera los 759 mm a lo largo del año (PRPGL, 2004; Carol, 2008; Carol et al., 2013).

Geomorfología.

El sitio se encuentra dentro de una vasta planicie, la Planicie Costera de Ajó, que carece de una pendiente marcada y con las variaciones topográficas que no superan los 5 m.s.n.m. (Villanova et al., 2006). El origen del sustrato de esta planicie costera está vinculado a secuencias deposicionales producidas por la transgresión marina ocurrida en el último máximo glacial durante el límite Pleistoceno-Holoceno hace alrededor de 18000 años atrás (Violante et al., 1992; 2001). En este sentido, estos depósitos se componen de cordones de conchilla caracterizados por ser acumulaciones bien estratificadas y muy meteorizadas, correspondientes a pelecípodos y gasterópodos bentónicos fósiles entre los que es posible enumerar como especies dominantes a *Corbula patagónica*, *Heleobia australis* y *Mactra isobelleana*, entre otras (Aguirre, 1992). En base a su textura estos suelos se clasifican como Limo-Arcillosos y, con respecto al drenaje, como suelos

de Moderada-Baja permeabilidad, lo que genera que en la porción central de la planicie se reconozcan sectores con agua o humedad permanente (Parker, 1979; Carol, 2008).

Hidrología y propiedades físico-químicas del agua.

Corresponde a una amplia zona de antiguos canales de marea asociados a numerosos cuerpos de agua temporarios y permanentes, los que en general no superan los 2 m de profundidad (Dangavs 1983). La formación de esta red de drenaje compleja está vinculada con los rasgos geomorfológicos ya mencionados del área (escasa pendiente y baja permeabilidad de sus suelos). Hidrológicamente depende de los aportes de diferentes sistemas a través de escurrimiento laminar, entre los más relevantes podemos enumerar:

1- *Aportes del Canal 2:* este curso artificial se halla al noroeste del sitio trabajo y tiene sus nacientes en los arroyos de llanura Tandileufú y Chelforó a la altura de las Sierras de Tandil (Figura I.12). El canal presenta un ancho variable que oscila entre 15-20 m, una longitud de unos 95 km y una profundidad que rara vez supera los 2,5 m de profundidad, dependiendo de las precipitaciones de la zona. Recorre el partido de Maipú y en las cercanías de la ciudad de General Lavalle confluye con el arroyo Guido al Mar y formando el Río Ajó que vierte sus aguas en el Río de la Plata, en las cercanías de Punta Rasa. En la desembocadura el Canal 2 existe una compuerta hidráulica que impide el ingreso de la onda de marea proveniente del Río de la Plata (Figura I.12), y controla su nivel hidrométrico, produciendo que en los momentos de exceso hídrico las aguas del canal drenen hacia los sitios aledaños en el sector sur del canal.

2- *Aportes del Complejo Lagunar Salada Grande:* este sistema se encuentra al sur del área estudiada y está compuesto por diferentes lagunas entre las que podemos destacar la Salada Grande, Las Chilcas, La Limpia y La Barrancosa (Dangavs, 1983). Los excesos hídricos de estos ambientes lénticos drenan lentamente hacia el arroyo El Palenque que en su porción final se encuentra canalizado y una compuerta hidráulica y que finalmente desemboca en el Río Ajó (Figura I.12).

3- *Otros aportes:* al suroeste se ubican un conjunto de alcantarillas que posee la Ruta Provincial 56 y el desagüe pluvial de la ciudad de General Madariaga.

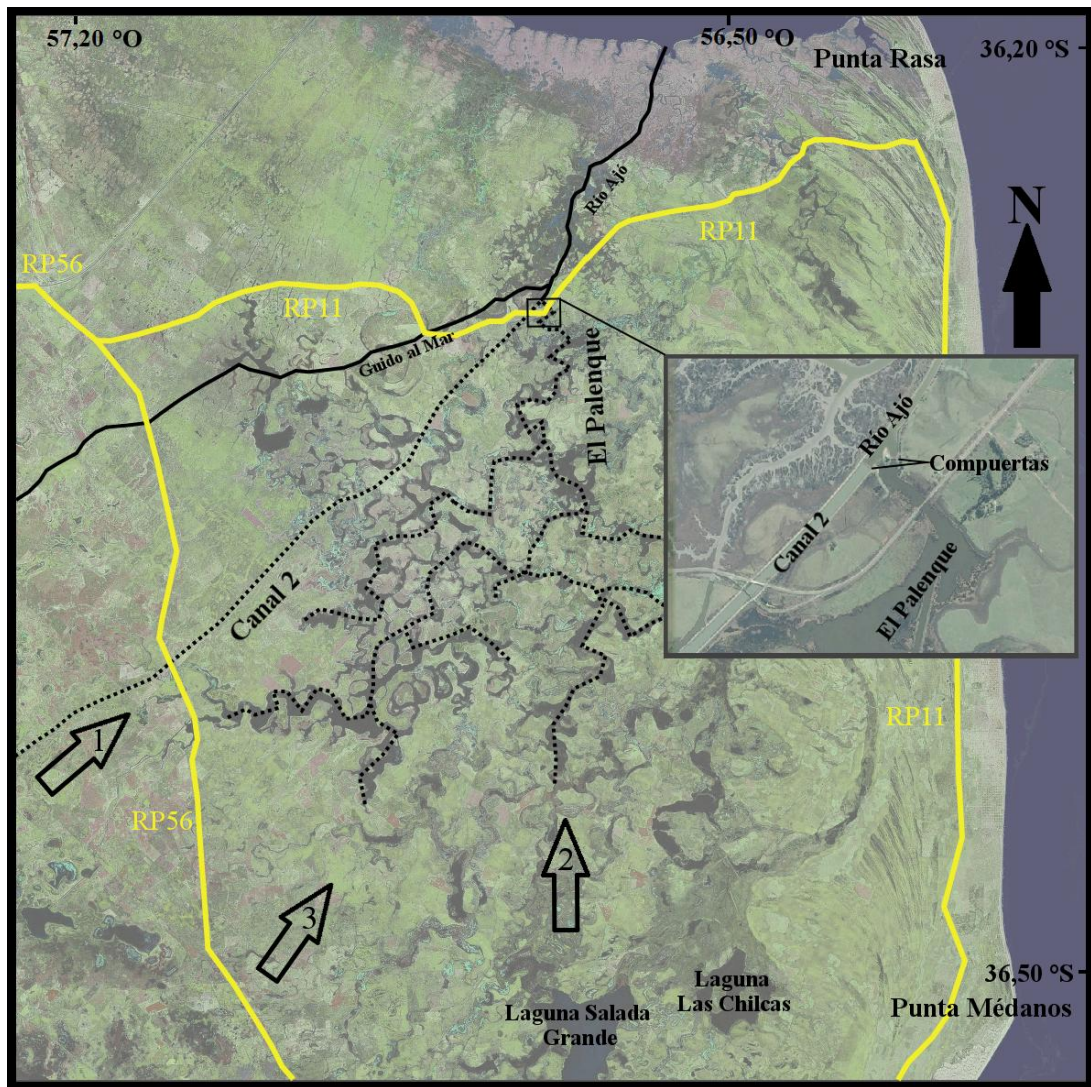


Figura I.12. Hidrología de la zona de estudio. Las flechas indican los aportes hídricos: 1. Canal 2; 2. Complejo Lagunar Salada Grande; 3. Otros.

Como ya fue mencionado anteriormente, un rasgo típico de la Pampa Deprimida es la alternancia de períodos de sequía e inundación plurianuales asociados a las variaciones en los regímenes de precipitaciones. Dentro del sitio de estudio, estas oscilaciones producen que en los períodos de déficit hídrico el agua del ambiente se encuentre localizada casi exclusivamente en los canales artificiales, mientras que, en momentos de exceso hídrico, al incrementarse los volúmenes de agua dentro del sistema, el excedente inunda las zonas aledañas generando nuevos ambientes (Figura I.13). En este sentido, en base al período hídrico en que se encuentre el ambiente se pueden

reconocer diferentes tipos de cuerpos acuáticos, que difieren en la morfología de su cauce y en su origen.

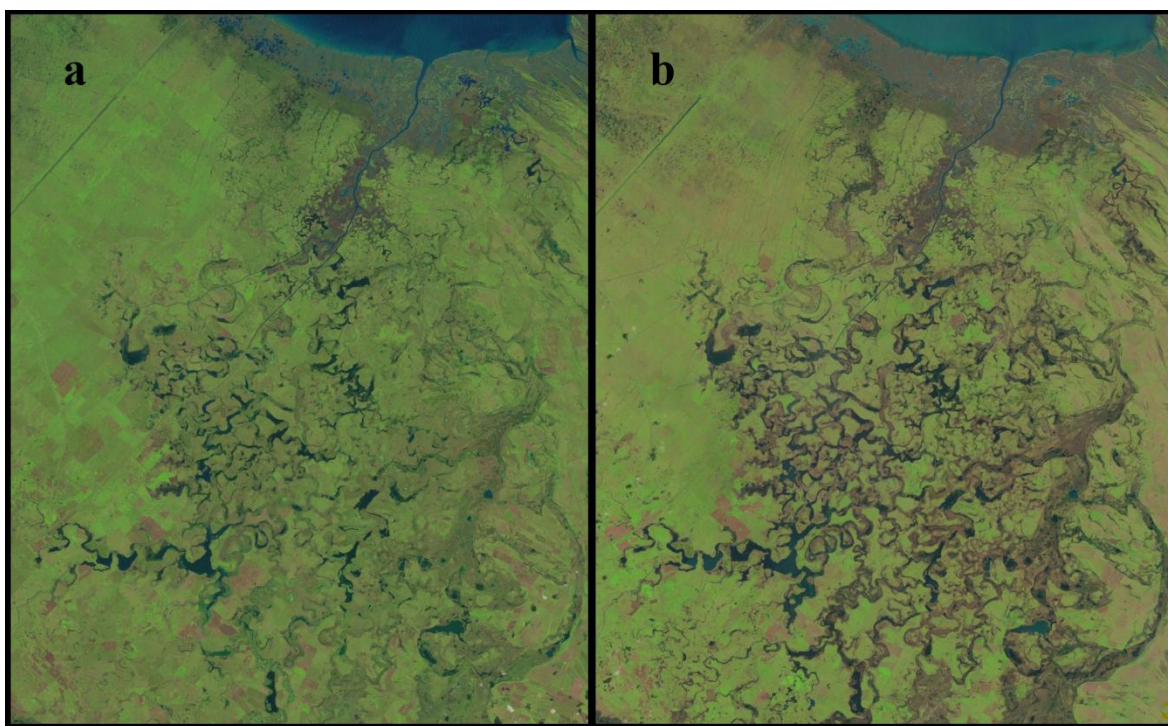


Figura I.13. Imagen satelital de la zona de estudio en diferentes períodos hídricos; a- Sequía y b- Inundación.

➤ Período de déficit hidrológico (sequía): durante este período el agua se encuentra principalmente restringida a los **canales artificiales -CA-**. Estos ambientes lóticos corresponden al ya mencionado Canal 2, dicho hábitat presenta un cauce lineal con márgenes bien marcados que corre en dirección Noreste hacia la Ría de Ajó. Cabe destacar que este curso presenta una serie de canales aliviadores menores los cuales funcionan como desagote en momentos de elevados niveles hídricos.

➤ Períodos de exceso hidrológico (inundación): en este período el agua fluye desde los canales artificiales, a través de los canales aliviadores, hacia las zonas circundantes del canal llenando los cauces de los **arroyos naturales -AN-**. Estos cuerpos de agua abarcan los ambientes aledaños al Canal 2 y confluyen en el arroyo El Palenque, corresponden a viejos canales de marea ya mencionados. En este grupo encontramos arroyos y lagunas someras naturales catalogados como

ambientes de tipo léntico debido a que poseen cauces altamente sinuosos, situación que genera que la corriente sea prácticamente nula y el agua se encuentra casi estancada corriendo levemente en dirección noroeste hacia la Ría de Ajó (Figura I.14).



Figura I.14. Tipos de ambientes en el sitio de estudio (Inundación). a- Canales Artificiales (CA); b- Arroyos Naturales (AN).

Es importante remarcar que el sitio de estudio incluye al Canal 2 junto con la red de drenaje que forma en el arroyo El Palenque hasta la desembocadura de ambos en el ambiente mixohalino del Río Ajó. Desde el punto de vista de sus propiedades hidroquímicas estos ambientes están catalogados como ambientes oligohalinos (Dangavs, 1983; Carol, 2008) y en base de sus características físicas y biológicas permiten ubicarlos como cuerpos de agua eutróficos (Ringuelet, 1962). A su vez, considerando otros parámetros físico-químicos, la temperatura media anual es de 14,9 °C, con las medias mensuales mínimas en junio (7,5 °C) y máximas en enero (22,35 °C) (Dangavs, 1983). En relación al oxígeno las aguas son generalmente sub-saturadas con valores que oscilan entre los 7-10 mg/l, mientras que con respecto al pH son alcalinas, con valores entre 7,1 y 9,5 (Dangavs, 1983; Solari, 2013).

Vegetación.

Desde el punto de vista de la flora, la llanura costera constituye una porción de los pastizales pampeanos típicos de la Pampa Deprimida, caracterizados por su heterogeneidad florística, determinada principalmente por la topografía, la profundidad del nivel freático, el tipo de sustrato y la salinidad (León, 1991; Perelman et al., 2001). La cobertura vegetal de esta zona presenta comunidades vegetales edáficas o azonales las cuales se alternan espacialmente en forma de mosaico sin límites precisos, con distintos diseños y de proporciones variables (Voorst, 1967; Burkart, 1990). Entre estas comunidades vegetales es posible destacar las praderas saladas, espartillares, hunquillares, praderas húmedas, juncuales, pajonales y duraznillares (Tabla I.1) (Voorst, 1967; Cabrera, 1976; León, 1991).

Tabla I.1 Comunidades vegetales de la planicie costera (Cabrera, 1976).

Vegetación	Descripción
Pradera salada	Comunidad halófito de suelos y pantanos salados compuesta primordialmente por <i>Distichlis spicata</i> , <i>D. scoparia</i> y <i>Sarcocornia perennis</i> .
Espartillar	Comunidad halófito de suelos salados húmedos caracterizada por <i>Spartina densiflora</i> , <i>S. alterniflora</i> , <i>Distichlis spicata</i> y <i>Sarcocornia perennis</i> .
Hunquillar	Comunidad halófito de suelos salados arenosos domianda por <i>Juncus acutus</i> .
Pradera húmeda	Comunidad de suelos húmedos, terrenos bajos inundables y bordes de lagunas, caracterizadas por <i>Carex</i> , <i>Eleocharis</i> , <i>Cyperus</i> , <i>Stipa</i> y <i>Panicum</i> .
Juncal, pajonal y duraznillar	Comunidades hidrófitas caracterizadas por <i>Schoenoplectus californicus</i> , <i>Typha latifolia</i> , <i>T. angustifolia</i> , <i>Eryngium</i> y <i>Solomon glaucophyllum</i> .
Talar	Comunidades típicas de suelos altos, <i>Celtis tala</i> , <i>Jodina rhombifolia</i> y <i>Sambucus australis</i> .

Ictiofauna.

Desde el punto de vista ictiogeográfico la zona se encuentra ubicada dentro de la Subregión Brasileña en la Provincia Parano-Platense, se caracteriza por una ictiofauna dominada por Characiformes y Siluriformes (Ringuelet, 1975). Según el criterio de López et al. (2002), esta provincia se subdivide en dos ecoregiones, y la zona de estudio está ubicada en la denominada Ecoregión Bonaerense Atlántica, para la que se han citado 26 especies incluidas en 15 familias, con formas tanto dulceacuícolas, eurihalinas como marinas. Sin embargo, debido que la zona de estudio no posee conexión con la sector mixohalino, sólo se enumerarán las especies dulceacuícolas (Tabla I.2).

Tabla I.2. Especies de peces nativas citadas para la Ecoregión Bonaerense Atlántica.

Orden	Familia	Especie
Characiformes	Characidae	<i>Cheirodon interruptus</i> , <i>Astyanax eigenmanniorum</i> , <i>Bryconamericus iheringii</i> , <i>Hyphessobrycon anisitsi</i> y <i>Oligosarcus jenynsii</i>
	Erythrinidae	<i>Hoplias malabaricus</i>
	Curimatidae	<i>Cyphocharax voga</i>
Siluriformes	Callichthyidae	<i>Callichthys callichthys</i> y <i>Corydoras paleatus</i>
	Heptapteridae	<i>Rhamdia quelen</i> y <i>Pimelodella laticeps</i>
	Loricariidae	<i>Loricariichthys anus</i>
Atheriniformes	Atherinopsidae	<i>Odontesthes bonariensis</i>
Perciformes	Cichlidae	<i>Australoherus facetum</i>
Synbranchiformes	Synbranchidae	<i>Synbranchus marmoratus</i>
Cyprinodontiforme	Anablepidae	<i>Jenynsia multidentata</i>
	Poeciliidae	<i>Cnesterodon decemmaculatus</i>
	Rivulidae	<i>Austrolebias bellottii</i> , <i>A. elongates</i> y <i>A. robustus</i>
Clupeiforme	Clupeidae	<i>Platanichthys platana</i>

I.3. Objetivos e hipótesis.

I.3.1-Objetivos.

➤General.

Este estudio tiene como finalidad conocer la biología y ecología poblacional de la carpa común (*C. carpio*) en los Humedales de Ajó, con el fin de aportar información que permita diseñar estrategias de manejo para esta especie exótica.

➤Específicos.

1- Comprender como las variaciones de los niveles hidrométricos del ambiente afectan los desplazamientos y el uso del hábitat por parte de la especie.

2- Estudiar la dinámica de la estructura de tallas y edades, y de los reclutamientos.

3- Examinar las variaciones de la condición corporal de los peces a lo largo del tiempo relacionándolo con los factores ambientales.

4- Conocer los aspectos del ciclo reproductivo, dedicando especial atención a establecer el momento de desove, la fecundidad y edad de primera madurez.

5- Determinar su crecimiento en longitud.

6- Comprender la dinámica de la intensidad alimenticia y la composición de la dieta bajo diferentes escenarios ambientales.

7- Plantear un modelo conceptual de la dinámica poblacional de la especie en los Humedales de Ajó.

8- Sugerir estrategias de manejo enfocadas al control de las poblaciones de este pez.

I.3.2-Hipótesis.

➤General.

La carpa común en los Humedales de Ajó ha encontrado un ambiente propicio para el desarrollo de una población local auto-sostenida y se convirtió en la especie de pez dominante.

➤ **Particulares.**

1- La biología de esta especie se encuentra sincronizada con la dinámica estacional anual propia de ambientes de clima templados.

2- El uso del hábitat que realiza la especie depende de los períodos hidrológicos de la región.

3- Sobre la base del conocimiento generado es posible generar estrategias de manejo para controlar la población de esta especie invasora en los Humedales de Ajó.

CAPÍTULO II.



-ANÁLISIS DEL ÁREA MUESTREADA Y DE LA ICTIOFAUNA

CAPÍTULO II. Análisis del área muestreada y de la ictiofauna.

II.1. Actividades y metodologías en el campo.

II.1.1-Campañas realizadas.

El plan de trabajo de campo abarcó un período de dos años, entre abril de 2009 y marzo de 2011 período se efectuaron 24 campañas mensuales, dirigidas especialmente a la extracción de ejemplares de *Cyprinus carpio* en los Humedales de Ajó. En cada una de estas campañas se relevaron, siempre que fue posible, los dos tipos de ambiente ya descriptos (canales artificiales -CA- y arroyos naturales -AN-) (Figura II.1).



Figura II.1. Sitios puntuales en donde se realizaron los relevamientos ictiológicos en los canales artificiales (CA1, CA2 y CA3) y en los arroyos naturales (AN1, AN2 y AN3).

Se escogieron estos dos biotopos con el propósito no sólo de constatar la presencia de la especie en ambos, sino también para comprender la dinámica del uso de dichos ambientes por parte de la especie a través de la variación de sus capturas y las diferencias en los individuos obtenidos. Dentro de estos biotopos se seleccionaron diferentes sitios para efectuar los muestreos, eligiendo lugares cercanos a los caminos rurales y que sin importar la variación de los niveles hidrométricos, fuesen de fácil acceso para garantizar la toma de muestras en las sucesivas campañas mensuales.

Se midieron los niveles hídricos en ambos tipos de ambientes (CA2 y AN2), analizando y relacionando las variaciones de estos valores, con los regímenes de precipitaciones del período estudiado y la evapotranspiración histórica del ambiente (Carol et al., 2013). Además, se registró la variación de parámetros físico-químicos, como el pH, la temperatura (°C) y la conductividad ($\text{mS}\cdot\text{cm}^{-1}$), mediante una sonda multi-paramétrica marca Hanna Instruments-modelo HI98129- y la turbidez mediante un disco de Secchi (cm).

En la Tabla II.1 se indica la fecha de cada campaña, los ambientes muestreados y los sitios particulares en que se calaron redes tanto en los CA como en los AN. Es importante remarcar que durante los meses de abril a junio y agosto de 2009, como así también en enero y febrero de 2010, no fue posible relevar los AN debido a que los niveles hídricos del ambiente eran bajos, y por consiguiente sus cauces estaban secos. Por otro lado, tanto en julio y septiembre de 2009 y de 2010, surgieron inconvenientes logísticos, los impidieron realizar capturas en estos biotopos y por tal motivo sólo se relevaron los CA.

Tabla II.1. Fechas en las que se efectuaron los relevamientos ictiológicos a lo largo del período de estudio, se indican los días de campaña y los sitios relevados (Figura II.1).

Mes-Año	Días de campaña	Sitios muestreados en cada campaña
Abril-2009	2	CA3
Mayo-2009	3	CA2 y CA3
Junio-2009	3	CA1 y CA3
Julio-2009	3	CA2
Agosto-2009	2	CA3
Septiembre-2009	2	CA2 y CA3
Octubre-2009	2	CA2 y AN3
Noviembre-2009	3	CA3 y AN3
Diciembre-2009	3	CA2, AN2 y AN3
Enero-2010	2	CA3
Febrero-2010	3	CA3
Marzo-2010	2	CA2,CA3, AN1 y AN3
Abril-2010	2	CA2,CA3, AN1 y AN3
Mayo-2010	2	CA2,CA3 y AN3
Junio-2010	4	CA3 y AN3
Julio-2010	2	CA2 y CA3
Agosto-2010	2	CA2,CA3 y AN3
Septiembre-2010	2	CA2 y CA3
Octubre-2010	2	CA2,CA3 y AN3
Noviembre-2010	2	CA2,CA3 y AN3
Diciembre-2010	2	CA2,CA3 y AN3
Enero-2011	2	CA2,CA3 y AN3
Febrero-2011	2	CA2,CA3 y AN3
Marzo-2011	2	CA2,CA3 y AN3

II.1.2-Obtención de muestras ictiológicas.

Las capturas de los ejemplares de carpa analizados se realizaron mediante el uso de artes de pesca tanto pasivos y activos. La selección de los mismos estuvo asociada a su efectividad para capturar a la especie, se eligieron los artes ya utilizados por Colautti (1997). Entre los pasivos se utilizó la trampa garlito (Colautti, 1998), caracterizada por su baja selectividad y porque, además, no implica daño ni sacrificio de ejemplares capturados, cualidad que adquiere gran importancia cuando se muestrea una sola especie o cuando se trabaja en cuerpos de agua protegidos. En el caso

de los activos, se utilizó la red de arrastre o red de tiro (Colautti, 1997) que es altamente selectiva hacia la especie. Ambos artes se calculó la captura por unidad de esfuerzo (CPUE), definida como el número de peces capturados (en número o en peso) en una unidad de muestreo establecida o esfuerzo de muestreo (Murphy & Willis, 1996). A continuación se presenta una breve descripción de estos artes:

1- La trampa garlito presenta una estructura principal de 9 m de largo, que constituye un tubo de tela “antigranizo” de polietileno trenzado con una abertura de malla de 10 x 5 mm. Esta estructura presenta una luz interna rectangular definida por tres marcos de metal perimetrales de 1,2 x 0,80 m dispuestos de manera equidistante uno de otro (Figura II.2). Internamente, el primer y el segundo marco sostienen un embudo, cada uno con la abertura menor orientada hacia la porción posterior de la trampa. Estos conos son tensionados por cuatro bandas elásticas que van desde los vértices de los conos hacia los vértices del marco inmediato posterior. En el primer marco, donde se encuentra la boca de la trampa, se disponen 3 alas de red confeccionadas con la malla ya descrita, 2 laterales de menor tamaño y una central mayor. Las alas laterales poseen 2 m de largo por 0,90 m de altura y se encuentran separadas a 2 m entre sí en la parte más anterior, por un caño de acero que funciona como lastre en las relingas de los plomos y por un tubo hueco que actúa como “flotante” en las relingas de las boyas. El ala central posee 20 m de largo por 0,90 m de altura, y en su extremo libre se clava con un caño de acero en el lecho del cuerpo de agua. En líneas generales la función de estas alas es la de ampliar la abertura de la boca y acrecentar el radio de acción de la trampa. En región posterior o “cola” la trampa tiene el copo abierto, que permite retirar la captura de manera sencilla, en el tiempo de calado la abertura se encuentra cerrada mediante un cabo. (Figura II.2).

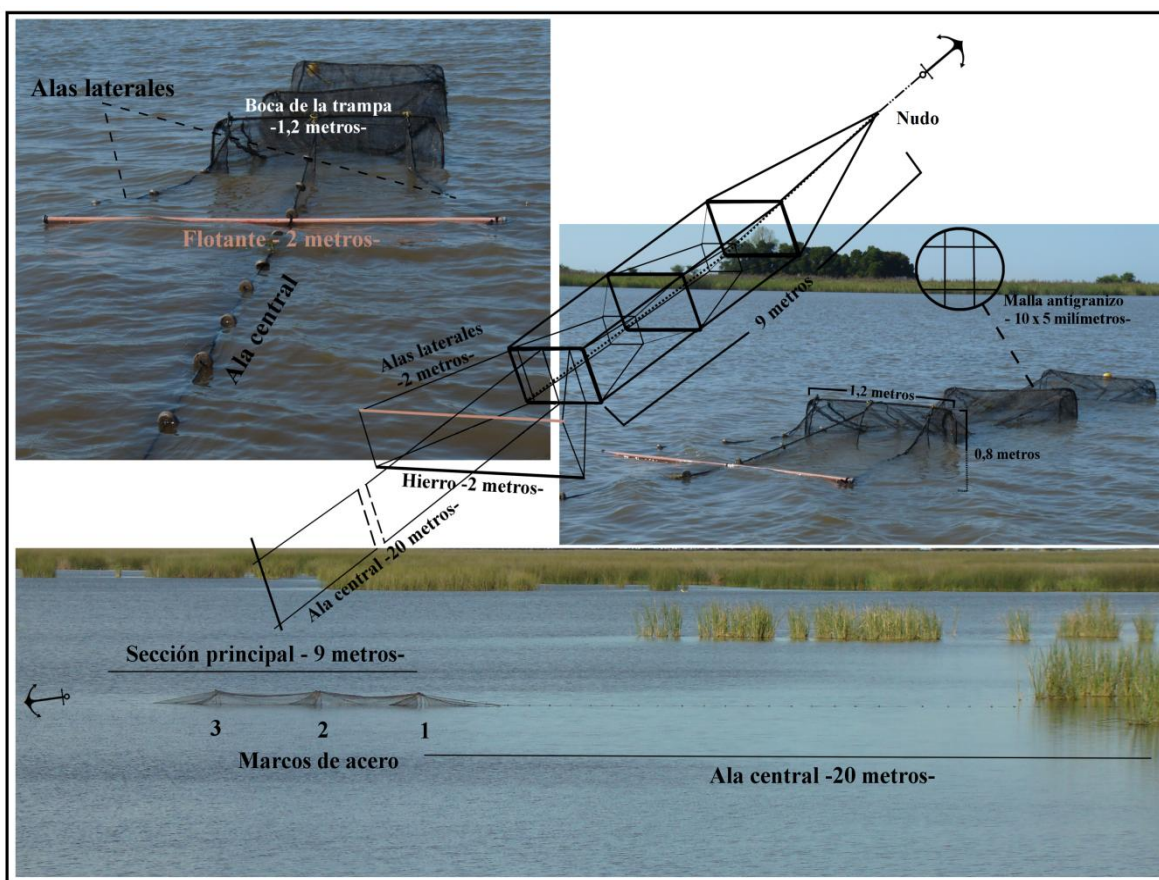


Figura II.2. Trampa garlito (Colautti, 1998).

La trampa se dispuso de manera diferente dependiendo del ambiente. Otra de las ventajas de este tipo de arte es que puede ser operado por una sola persona.

En el caso de los CA, la trampa se caló de manera diagonal respecto de la línea del cauce del cuerpo de agua. Para la maniobra de calado, primero se clavó el caño de acero del ala central en el margen más cercano del curso de agua, luego se cruzó hacia el margen opuesto con la porción principal de la trampa y luego se tensó la estructura tirando desde la soga de la cola de la trampa que lleva el ancla (Figura II.3.a).

En los AN, el arte se dispuso perpendicular a la línea costa con la boca de la trampa orientada en dirección a la orilla. Para realizar la maniobra de calado se clavó el caño de acero del ala central en la línea de costa (o cercano a ella) y posteriormente se desplegó el resto de la trampa tensándola desde la soga que lleva el ancla (Figura II.3.b).

La maniobra para recuperar el arte fue semejante en ambos ambientes (Figura II.3.c), se extrajo el caño de acero del ala central y se fue recogiendo hasta llegar a la boca de la trampa. Posteriormente, se retiró el ancla al mismo tiempo que se recolectaron los 3 marcos de acero junto con el lastre y flotante de las alas laterales, procedimiento que se realizó con el fin de sacar todo el arte del agua. Una vez en tierra, se removieron los caños de acero y se levantaron los marcos uno a uno hasta que todos los ejemplares se acumularon en la “cola” de la trampa, finalmente, se desató el nudo y se recogieron las carpas que se depositaron en un recipiente para su posterior análisis en el laboratorio, el resto de los ejemplares de diversas especies fueron devueltos al ambiente.



Figura II.3. Calado de la trampa garlito dentro de los ambientes relevados. a- disposición en los CA; b- disposición dentro de los AN; c- maniobra para retirar el arte.

El cálculo de la captura por unidad esfuerzo en número ($CPUE_N$) se realizó como el cociente entre el número de individuos capturados y la cantidad de horas que operó el arte (N°

ind./h). Por otro lado, la captura por unidad de esfuerzo en peso (CPUE_w) fue calculada como el cociente entre el peso total de las carpas capturadas en gramos y la cantidad de horas que operó el arte (W_T/h). Estos valores fueron graficados registrándose su variación a lo largo de los muestreos.

2- La red de arrastre fue el otro arte utilizado, presentando una extensión total de 70 m constituida por una red con malla con forma de diamante de 35 mm bar (70 mm entre nudos opuestos estirada), con dos alas laterales que confluyen posteriormente en una bolsa central. Cada una de las alas laterales está formada por dos paños, uno más cercano al extremo del arte de 25 x 1,5 m y otro más cercano a la bolsa central de 15 x 2,5 m. Finalmente, la bolsa central de 3,5 x 3,5 x 2,5 m, los detalles del diseño, corte de los paños y elementos constituyentes de la red pueden observarse en la figura II.4. Cabe destacar que en el momento del tendido del arte en cada uno de los extremos de las alas fue atada una vara de madera de 1,5 m de altura para mantener separadas las relingas de boyas y plomos, y de este modo distribuir la tensión de tiro en ambas para que el arte no colapse durante su recuperación.

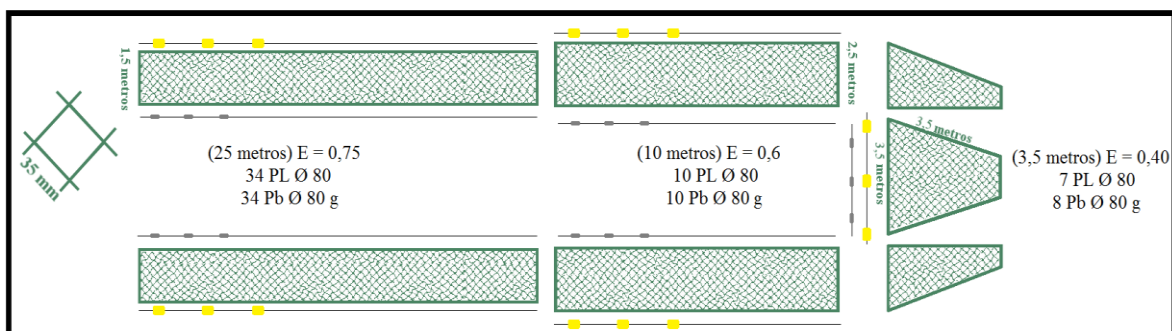


Figura II.4. Detalles de la red de arrastre utilizada durante los muestreos. Descripción conforme la nomenclatura de Nedelec (1975).

Para operar la red de arrastre se necesitan al menos dos personas y el tendido de la red dependió del ambiente muestreado.

En el caso de los CA, se cruzó hacia el margen opuesto del canal con una soga atada a uno de los extremos de la red de arrastre, para recuperar la misma mediante una de sus alas laterales. Una vez que ambos extremos de las alas se encontraron en ambas orillas cada operador, tomando la

vara de cada uno de los extremos, traccionó coordinadamente la red hasta que la bolsa central quedara en el centro del cauce del canal y ambas alas con la misma tensión y disposición en el cauce. Una vez que se acomodó de este modo la red, se comenzó a realizar el arrastre, avanzando y tirando a pie desde ambos márgenes. Luego de recorrer la distancia estipulada, que se estandarizó en 50 metros, el operador de uno de los márgenes tiró de la soga atada del ala lateral del margen opuesto, disponiendo ambas alas laterales de manera que quedaran paralelas entre sí "cerrando" la red. Posteriormente, uno de los operadores jaló de los bastones de ambas alas laterales a la vez, mientras que al mismo tiempo el otro recogió las relingas de los plomos para que se desplacen pegados al fondo evitando fugas; esta maniobra se efectuó hasta que la totalidad de la red estuviera fuera del agua. Luego, se colectaron los ejemplares de la bolsa del arrastre y se dispusieron en un recipiente para su posterior análisis en el laboratorio (Figura II.5).



Figura II.5. Tendido de la red de arrastre en los CA y maniobra de virado.

En el caso de los AN, la maniobra de tendido consistió en que un operador ingresó a pie al cuerpo de agua con una de las alas laterales, luego jaló de la misma hasta que toda la red se

encontrara dentro del agua, después ambos operadores arrastraron a pie la distancia estipulada (50 metros). Para recuperar el arte, se juntaron ambas alas hasta que se dispusieron de manera paralela y el resto de la maniobra fue muy semejante a la descrita para los CA (Figura II.6).



Figura II.6. Tendido de la red de arrastre en los AN y maniobra de virado.

El cálculo de $CPUE_N$ se realizó como el cociente entre el número de individuos capturados y el área barrida por el arte ($N^\circ \text{ ind./m}^2$). Mientras que, la $CPUE_W$ se calculó como el cociente entre el peso total de carpas capturadas en gramos y el área barrida por el arte (W_T/m^2). Estos valores se graficaron registrándose su variación a lo largo de los muestreos de campo. El cálculo del área barrida fue diferente en cada tipo de ambiente. Para los CA, debido que la longitud del arte era mayor que el ancho de los canales, se multiplicó el ancho del canal (m) y la longitud arrastrada (m). Por otro lado, en los AN dicho cálculo se efectuó considerando el arte totalmente extendido (m) y la longitud arrastrada. En el caso de este arte se relacionaron los registros mensuales de CPUE con la variación del nivel hídrico en los CA, mediante el ajuste de modelos lineales y no lineales ($P < 0,01$), graficándose la relación con el mejor ajuste a los datos (r^2).

II.1.3-Tratamiento de la ictiofauna capturada.

En primera instancia, se apartaron los ejemplares de carpa común del resto de la ictiofauna autóctona acompañante que fue determinada a nivel específico siguiendo el criterio de Ringuelet (1975) posteriormente los ejemplares fueron contados y cuando fue posible, se liberaron vivas al ambiente.

En el laboratorio “húmedo” se procesaron un máximo de 40 ejemplares de carpa por muestreo siguiendo el protocolo que se describe a continuación, el valor se definió teniendo en cuenta el número muestral mínimo para efectuar estadística paramétrica. A los individuos procesados se les adjudicó un número de orden, se registró el peso total (W_T) y el peso eviscerado (W_{Ev}) en gramos; junto con la longitud total (L_T) y la longitud estándar (L_{STD}) en mm. (Figura II.7). En ciertas ocasiones cuando el número de capturas fue superior a 40, los individuos “excedentes” fueron numerados, pesados, medidos y liberados en el cuerpo de agua.

Se graficaron las distribuciones de frecuencias de L_T a lo largo de los meses con el objetivo de analizar la dinámica de la estructura de tallas durante el estudio. Luego, se comprobó si existieron diferencias entre las distribuciones de L_T de cada biotopo mediante el test no paramétrico de Kolmogorov-Smirnov (Conover, 1980). Para la comparación se escogieron los meses de marzo y

abril de 2010, ya que fueron los muestreos en los que el número de individuos colectados por grupo de tallas y por ambiente fue el mayor.

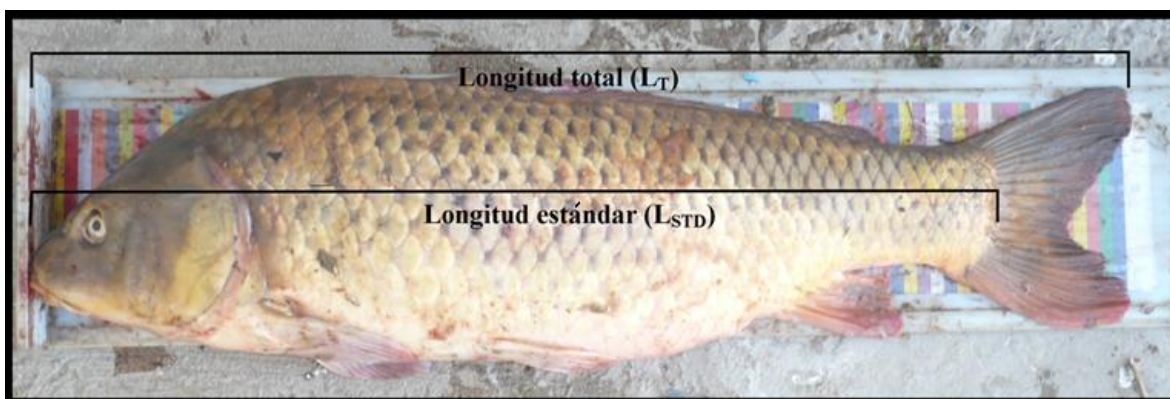


Figura II.7. Medidas realizadas sobre los ejemplares de carpa capturados. Longitud total (L_T) y longitud estándar (L_{STD}).

Para el análisis de los procesos reproductivos, se determinó el sexo y extirparon las gónadas, que fueron pesadas (W_G) y se les asignó un grado de desarrollo gonadal en base a un escala macroscópica de madurez. Finalmente, se fijaron en formol al 10% para su análisis en el laboratorio (Figura II.8).



Figura II.8. Tratamiento a los ejemplares para estudios de reproducción. Imágenes superiores correspondientes a hembras e inferiores machos.

En el caso del estudio de la edad y crecimiento, se extrajeron las escamas de la zona comprendida entre el nacimiento de la aleta dorsal y la base de la pectoral del flanco izquierdo y además se colectaron el par de otolitos asterisci ubicados en el saco lagenar del oído interno (Figura II.9).



Figura II.9. Región de donde se extrajeron las escamas y otolitos (asterisci).

Para el análisis de la dieta, se extirpó el tercio anterior del tubo digestivo asignándole el estado de repleción (0-3), después fueron pesados (W_{TD}) y luego se fijaron en formol al 10%. Este procedimiento se realizó de este modo debido a que la especie no presenta un estómago bien diferenciado (Figura II.10).

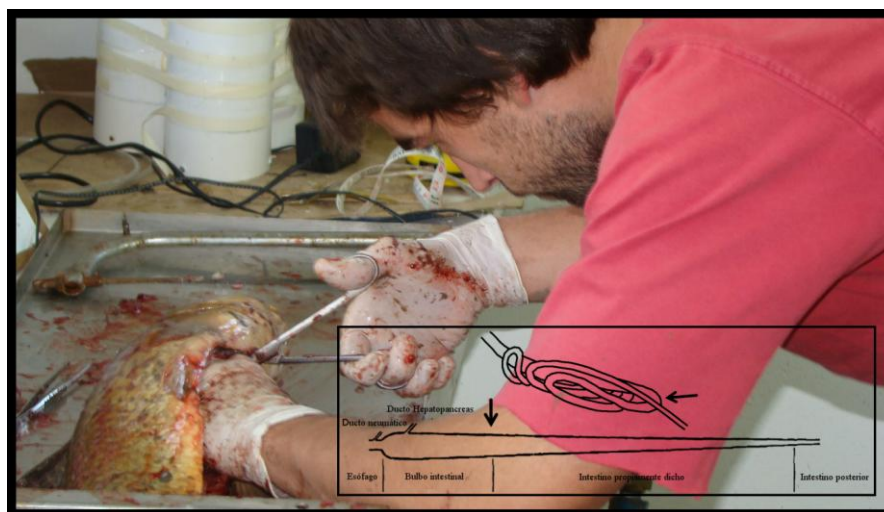


Figura II.10. Extracción de los tubos digestivos para el análisis de la dieta. Diagrama del tubo digestivo de ciprínidos tomado de Junger et al. (1989), indicando la porción analizada.

II.2. Resultados.

II.2.1-Variaciones de los niveles hídricos del sitio de estudio.

Las oscilaciones de los niveles hídricos de los CA y AN, dependen principalmente de la diferencia resultante entre el agua que ingresa al sistema por las precipitaciones y la que se pierde por evapotranspiración (P-EVT). En la figura II.11 se presenta el balance hídrico mensual de los humedales durante el período de estudio (abril 2009-marzo 2011), junto con las variaciones de la profundidad de los ambientes relevados. Asimismo, la figura indica que a lo largo del período de estudio existió un vínculo marcado entre el déficit o excedente resultante del balance hídrico mensual y la variación de profundidad de los cuerpos de agua analizados. Cabe destacar que durante abril y mayo de 2009 se registraron los valores de profundidad mínimos tanto para los CA (1,1 m) como para los AN (0 m, secos). Por otro lado, en septiembre de 2010 se documentaron los valores máximos de niveles hídricos para ambos ambientes, siendo 1,8 m para los CA y 1 m para los AN. Es importante destacar que en base a estos registros se reconocieron dos períodos hídricos a lo largo de los meses que se realizó el estudio:

1- Período de niveles hídricos bajos o “sequía”: meses en que sólo había agua presente en los CA y los AN estaban secos o el nivel era menor a 0,2 m. A esta situación la denominaremos CA (Sequía) y la misma se presentó en los meses de abril, mayo y junio en 2009; y en enero y febrero en 2010 (Figura II.11).

2- Período de niveles hídricos altos o “inundación”: meses en que había agua presente en ambos ambientes o el nivel era mayor a 0,2 m. En este escenario hídrico se denominó en los canales, como CA (Inundación), y en los arroyos como AN, estas situaciones estuvieron representadas entre julio y diciembre de 2009, y entre marzo de 2010 hasta el final de los muestreos en 2011 (Figura II.11).

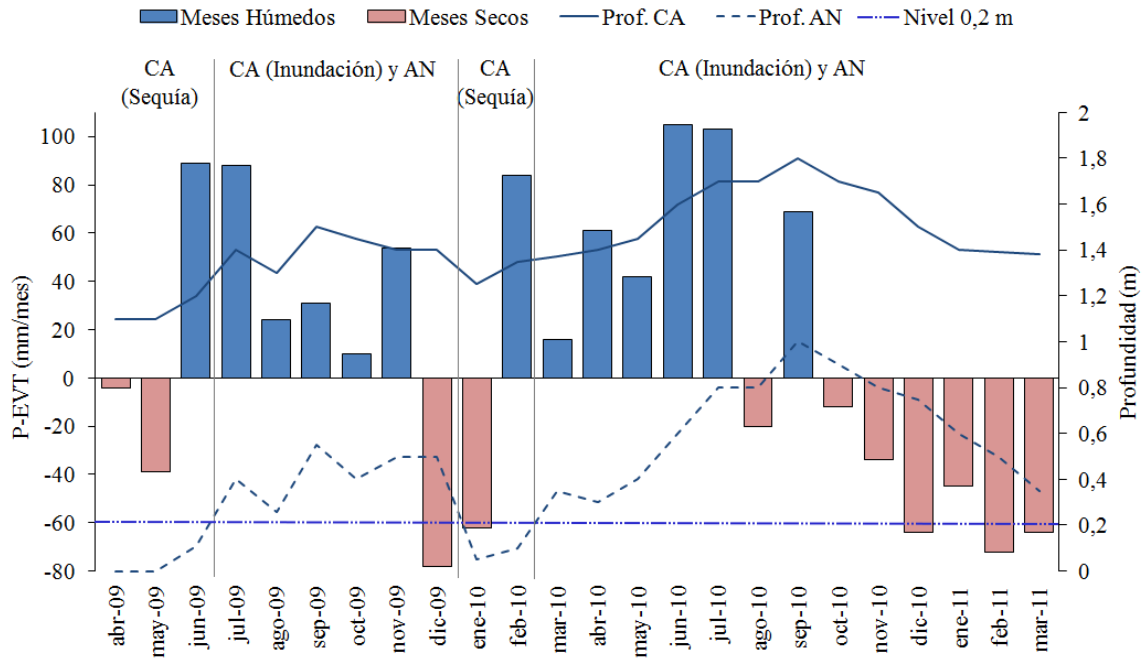


Figura II.11. Balance hídrico durante el período de estudio (Precipitación-Evapotranspiración) junto con la variación de la profundidad de los ambientes estudiados. Ambientes reconocidos en cada período hídrico: canales artificiales en período seco, CA (Sequía); canales artificiales en inundación, CA (Inundación) y arroyos naturales, AN.

En la figura II.12 se graficaron la precipitación anual acumulada (mm) de los 3 ciclos anuales completos (2009, 2010 y 2011) junto con la media anual histórica para los humedales (1909-2012) (Carol et al., 2013). Al tener en cuenta los ciclos anuales completos, se puede apreciar que 2009 fue un año “seco” ya que su valor anual de precipitación acumulada estuvo por debajo del valor promedio, mientras que 2010 puede ser considerarse como un año de “normal” a “húmedo”, ya que la media anual superó el valor a la media. Finalmente, en el 2011, se registraron las mayores diferencias en relación a la media histórica, dando como resultado un año “seco”.

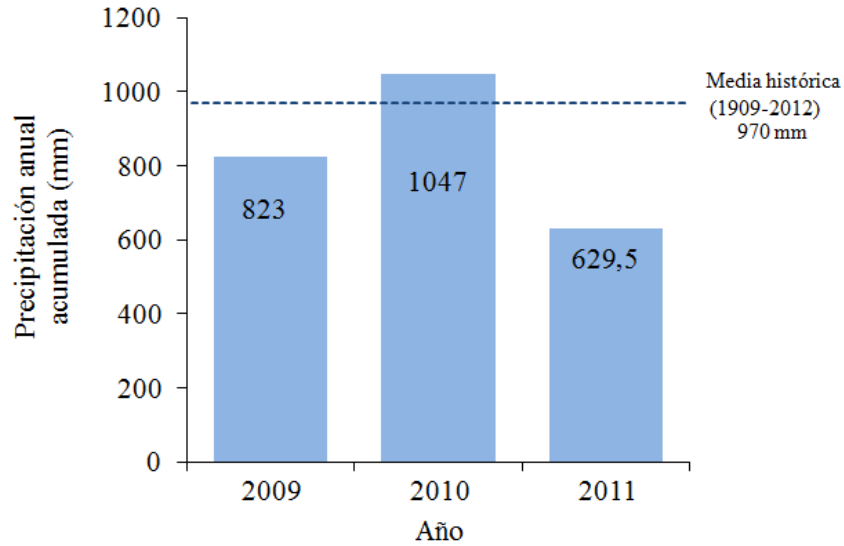


Figura II.12. Precipitación anual acumulada (mm) de los años 2009-2010-2011. La línea punteada indica la media anual histórica (Carol et al., 2013).

II.2.2-Limnología.

En la Tabla II.2 se presentan los valores medios, junto con sus respectivos desvíos estándar, de los parámetros físico-químicos obtenidos a lo largo del estudio.

Tabla II.2. Valores medios de los parámetros físico-químicos registrados a lo largo del estudio en cada tipo de ambiente junto con sus respectivos desvíos estándar entre paréntesis.

Tipo de ambiente	pH	Temperatura (°C)	Conductividad (mS.cm ⁻¹)	Disco de Secchi (cm)
Canal Artificial	8,24 (±1,22)	17,17 (±7,18)	2,23 (±1,10)	19 (±8,04)
Arroyo Natural	8,26 (±0,75)	18,76 (±5,65)	2,01 (±0,77)	28,33 (±16,07)

En líneas generales la mayoría de los valores medios de los parámetros ambientales obtenidos para ambos ambientes fueron semejantes, sin embargo cuando al considerar la temperatura y la turbidez se encontraron mayores diferencias entre sitios, siendo los AN ambientes levemente más cálidos y con menor turbidez.

II.2.3-Análisis biológico pesquero.

Especies acompañante de la carpa.

La comunidad de peces nativa del área está representada por especies típicas de las lagunas de la pampasia bonaerense. En la Tabla II.3 se incluyen las especies citadas para la zona junto con las que se colectaron durante los muestreos, en cada uno de los ambientes.

Tabla II.3. Comunidad de peces auctóctonos citados para el área indicando su presencia con un ✓ en cada ambiente.

Orden	Familia	Especie	Presencia	
			CA	AN
Characiformes	Characidae	<i>Cheirodon interruptus</i>	✓	✓
		<i>Astyanax eigenmanniorum</i>	✓	✓
		<i>Bryconamericus iheringii</i>		
		<i>Hyphessobrycon anisitsi</i>		
		<i>Oligosarcus jenynsii</i>	✓	✓
	Erythrinidae	<i>Hoplias malabaricus</i>	✓	✓
	Curimatidae	<i>Cyphocharax voga</i>	✓	✓
Siluriformes	Callichthyidae	<i>Callichthys callichthys</i>		
		<i>Corydoras paleatus</i>	✓	✓
	Heptapteridae	<i>Rhamdia quelen</i>	✓	✓
		<i>Pimelodella laticeps</i>	✓	✓
	Loricariidae	<i>Loricariichthys anus</i>	✓	✓
Atheriniformes	Atherinopsidae	<i>Odontesthes bonariensis</i>	✓	✓
Perciformes	Cichlidae	<i>Australoherus facetum</i>		
Synbranchiformes	Synbranchidae	<i>Synbranchus marmoratus</i>		
Cyprinodontiforme	Anablepidae	<i>Jenynsia multidentata</i>		
	Poeciliidae	<i>Cnesterodon decemmaculatus</i>		
	Rivulidae	<i>Austrolebias bellottii</i>		
		<i>Austrolebias elongates</i>		
		<i>Austrolebias robustus</i>		
Clupeiforme	Clupeidae	<i>Platanichthys platana</i>	✓	✓

Estos resultados muestran que la ictiofauna de la zona está representada principalmente por la presencia de Characiformes y Siluriformes, con representantes de Atheriniformes y Clupeiformes. Cabe destacar que en ambos biotopos se capturaron las mismas 12 especies, 11 nativas, además de la carpa común.

En el caso de la trampa garlito fue el arte que mayor número de especies capturó, obteniendo junto a la carpa un total de 11 especies, siendo las más abundantes *P. platana* (24%), la carpa (22%), *R. quelen* (12%) y *O. bonariensis* (12%) en términos de número de ejemplares colectados (Figura II.13).

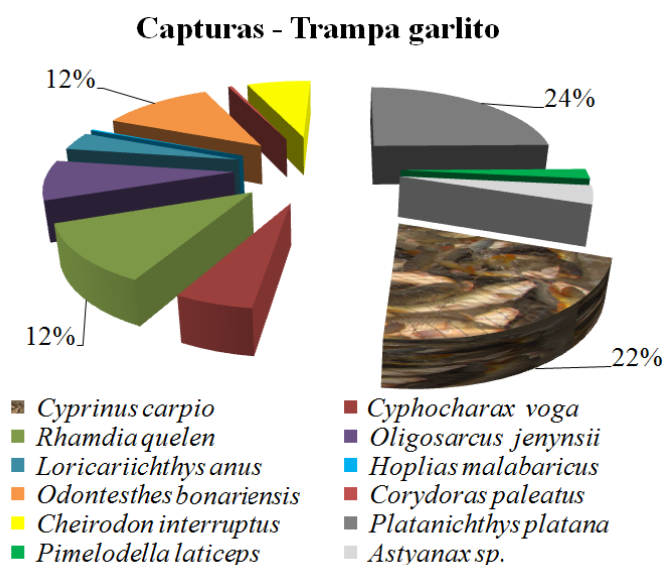


Figura II.13. Distribución porcentual del número de individuos por especies capturados por la trampa garlito a lo largo del estudio.

Mientras que la red de arrastre permitió coleccionar sólo 8 especies, en donde la carpa dominó en las capturas (68%), seguida por *C. voga* (22%), en términos de número de individuos capturados (Figura II.14).

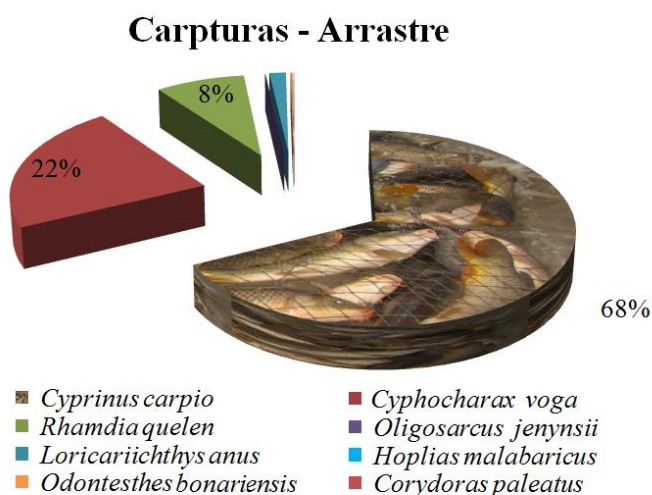


Figura II.14. Distribución porcentual del número de individuos por especies capturados por el arrastre a lo largo del estudio.

Capturas de carpa en el período de muestreo.

A lo largo de las 24 campañas mensuales se colectaron 2365 ejemplares de *C. carpio*. En la figura II.15 se grafica la variación del número de individuos capturados mensualmente. En dicho gráfico se discriminaron los ejemplares obtenidos en los CA (sitios: CA1, CA2 y CA3) y en los AN (sitios: AN1, AN2 y AN3) (Figura II.1), graficándose las oscilaciones de los niveles hídricos de dichos ambientes. Asimismo, se puede observar que se capturaron mayor cantidad de individuos por muestreo en los meses en que la profundidad fue baja y los CA (Sequía) eran los únicos ambientes disponibles. Durante los meses en que los niveles hídricos fueron altos, y por lo tanto los ambientes formados eran CA (Inundación) y AN, se colectó un menor número de ejemplares por campaña, estableciéndose entonces, una relación inversa entre el número de individuos capturados y los niveles hídricos de los ambientes.

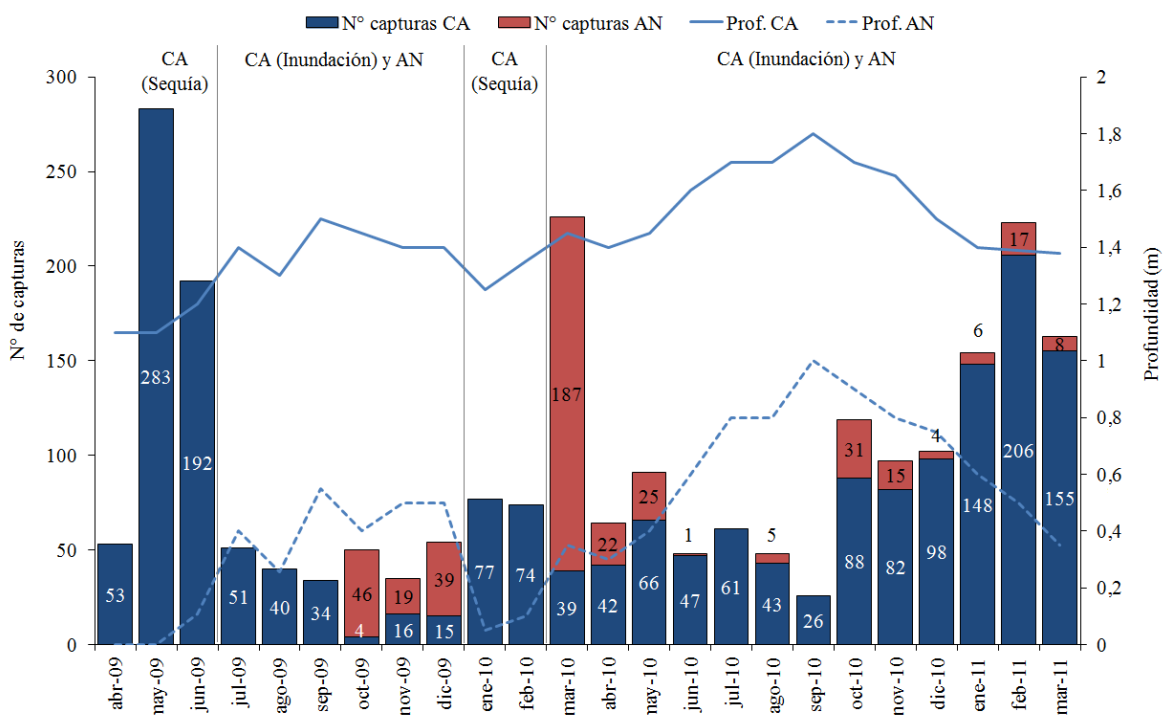


Figura II.15. Variación del número de capturas junto con las líneas de los niveles hídricos del ambiente;
Barras azules: capturas en CA (número en color blanco); **Barras rojas:** ejemplares obtenidos en AN (número en color negro); **Líneas celestes:** profundidad del ambiente, continua (CA) y punteada (AN).
Ambientes reconocidos en cada período hídrico: canales artificiales en período seco, CA (Sequía); canales artificiales en inundación, CA (Inundación) y arroyos naturales, AN.

En la Tabla II.4 se muestran el número de capturas para los dos ambientes estudiados discriminando el número de individuos colectados por cada arte de pesca (trampa garlito y red de arrastre). Se puede observar que, por amplio margen, dentro de los CA se capturaron la mayor cantidad de especímenes de carpa y que el arte de pesca que más carpas pescó fue el arrastre.

Tabla II.4. Número total de individuos de carpa discriminando por ambiente y por arte de pesca.

Tipo de ambiente	Número total de capturas	Trampa garlito	Arrastre
Canal artificial	1939	256	1683
Arroyo natural	426	139	287
Totales	2365	395	1970

Distribución de frecuencias de tallas (L_T).

En la figura II.16 se presentan las distribuciones de frecuencias de L_T registradas para el total de individuos colectados por ambos artes, tanto en los CA como en los AN, a lo largo de los sucesivos muestreos desde abril de 2009 hasta marzo de 2011. En dicha la se observa que desde el inicio del estudio hasta enero de 2010 se capturaron individuos con longitudes mayores a 350 mm, grupo definido como de “tallas grandes” ($L_T > 350$ mm). Sin embargo en febrero de 2010, además de capturarse individuos grandes, aparecieron ejemplares menores a 350 mm, grupo denominado como de “tallas pequeñas” ($L_T < 350$ mm). En los sucesivos muestreos se colectaron ambos grupos de tallas, registrándose en el caso del grupo de tallas de menor tamaño un incremento paulatino en su rango de L_T a lo largo de los meses relevados (Figura II.16).

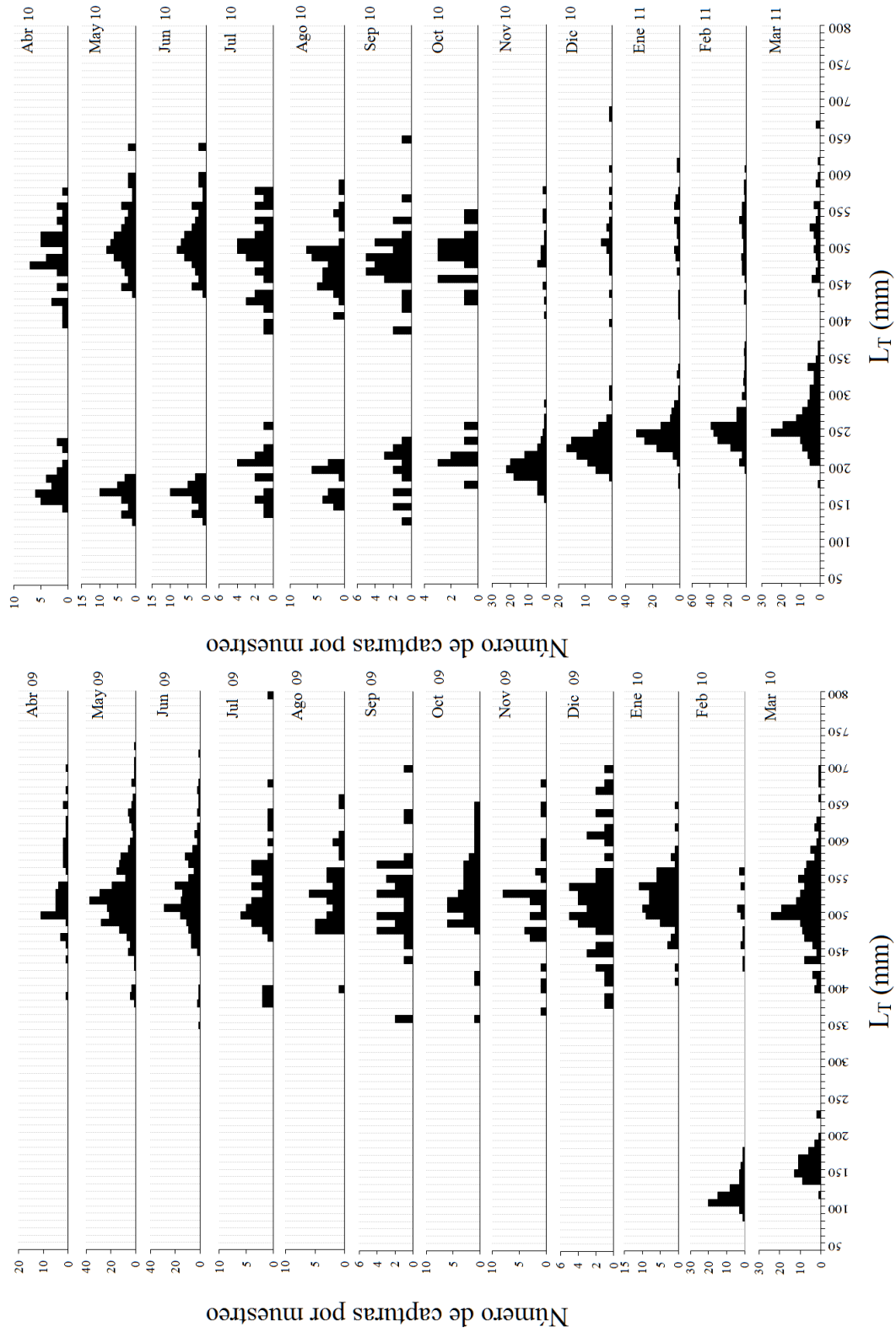


Figura II.16. Distribución de frecuencias de tallas a lo largo de los meses que abarcó el estudio (abril 2009 - marzo 2011).

Los resultados del test de K-S indicaron que para marzo y abril de 2010 no se encontraron diferencias entre las distribuciones de tallas de los biotopos estudiados (K-S test, $P > 0,05$).

Captura por unidad de esfuerzo (CPUE).

En la Tabla II.5 se observan los promedios mensuales de $CPUE_N$ y $CPUE_W$ calculados para ambos artes de pesca para los CA. Cabe remarcar que en el caso de la $CPUE_N$ los resultados se presentan discriminando, por un lado, los individuos de “tallas grandes” $CPUE_N$ (G) y, por el otro, el mencionado grupo junto con los ejemplares de “tallas pequeñas” $CPUE_N$ (P+G).

Tabla II.5. Valores promedio mensuales de $CPUE_N$ (N° ind./h) y $CPUE_W$ (W_T/h) para la trampa garlito junto con $CPUE_N$ (N° ind./ m^2) y $CPUE_W$ (W_T/m^2) para la red de arrastre, registrados a lo largo del trabajo para los CA. $CPUE_N$ (G): grupo de “tallas grandes”, $CPUE_N$ (P+G) grupo de “tallas pequeñas” junto con “tallas grandes”.

Mes-Año	Trampa garlito			Red de arrastre		
	$CPUE_N$ (N° ind./h)		$CPUE_W^*$ (W_T/h)	$CPUE_N$ (N° ind./ m^2)		$CPUE_W^*$ (W_T/m^2)
	(G)	(P+G)		(G)	(P+G)	
Abr-09	2,99		6768,0	0,05		101,2
May-09	5,31		12335,6	0,12		224,1
Jun-09	0,90		1625,3	0,10		195,1
Jul-09				0,04		70,5
Ago-09	0,48		859,1	0,03		53,9
Sep-09				0,01		21,0
Oct-09	0,05		92,9	0,004		7,6
Nov-09	0,32		536,3	0,01		12,2
Dic-09	0,56		1033,4	0,05		
Ene-10	0,31		634,6	0,04		79,4
Feb-10	0,06	3,19	235,7	0,02	0,03	27,3
Mar-10	0,001	4,39	291,5	0,02	0,02	42,9
Abr-10	0,18	0,23	323,2	0,01	0,02	17,6
May-10	0,39	0,79	791,6	0,03	0,03	53,5
Jun-10	0,12	0,12	199,5	0,01	0,02	19,3
Jul-10				0,01	0,02	23,6
Ago-10	0,33	0,40	495,3	0,01	0,01	13,0
Sep-10				0,01	0,01	13,0
Oct-10	0,16	0,30	337,7	0,004	0,02	10,9
Nov-10				0,01	0,05	22,8
Dic-10	0,06	0,11	133,6	0,004	0,03	12,4
Ene-11	0,08	0,11	184,3	0,01	0,06	30,5
Feb-11	0,29	0,78	681,3	0,01	0,07	36,2
Mar-11	0,05	0,17	102,4	0,02	0,09	52,7

* W_T expresados en gramos.

En la figura II.17 se grafican las CPUE obtenidas para la trampa garlito a lo largo de los meses de muestreo, expresados en escala logarítmica ($\log_{10}(X+1)$), indicando que los valores máximos de $CPUE_N$ (G) se registraron en mayo de 2009, mientras que $CPUE_N$ (P+G) alcanzó su registro máximo en marzo de 2010, y el pico más alto de $CPUE_W$ se registró en mayo de 2009. En

el otro extremo, los registros mínimos de $CPUE_N$ (G) se obtuvieron en octubre de 2009, en el caso de $CPUE_N$ (P+G) en diciembre de 2010 y de la $CPUE_W$ en octubre de 2009.

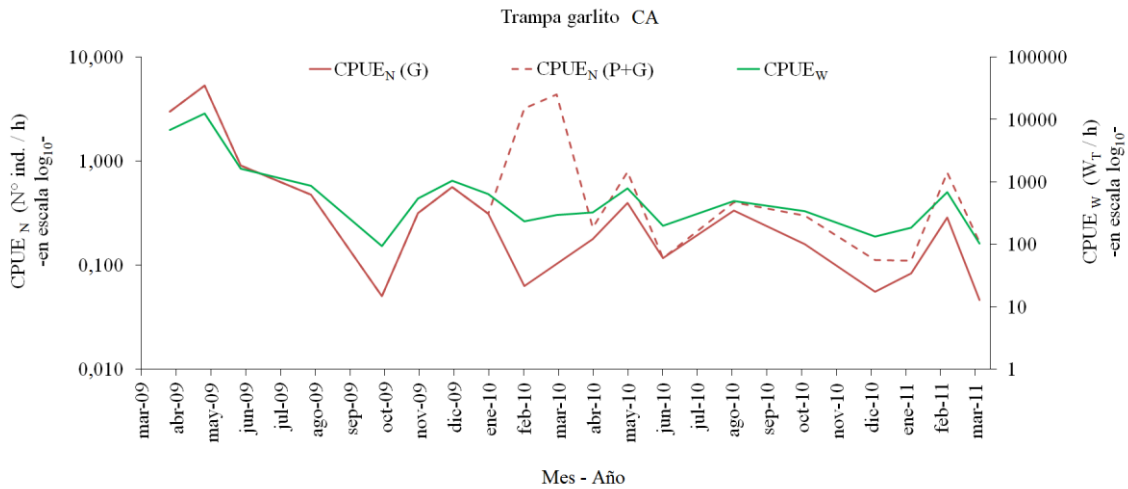


Figura II.17. Variación de los promedios mensuales de $CPUE_N$ y $CPUE_W$ para el caso de la trampa garlito dentro de los CA presentado en escala $\log_{10}(X+1)$.

En la figura II.18 se grafican las CPUE, obtenidas para la red de arrastre a lo largo de los meses de muestreo expresados en escala logarítmica ($\log_{10}(X+1)$), dentro de los CA. El gráfico muestra que los valores máximos de $CPUE_N$ (G) se registraron en mayo de 2009, en el caso de $CPUE_N$ (P+G) en marzo de 2011, mientras que el registro más elevado de la $CPUE_W$ ocurrió en mayo de 2009. En el otro extremo, los registros mínimos de $CPUE_N$ (G) se obtuvieron en octubre de 2009, en el caso de $CPUE_N$ (P+G) en septiembre de 2010 y, finalmente, la $CPUE_W$ se registró su mínimo también en octubre de 2009.

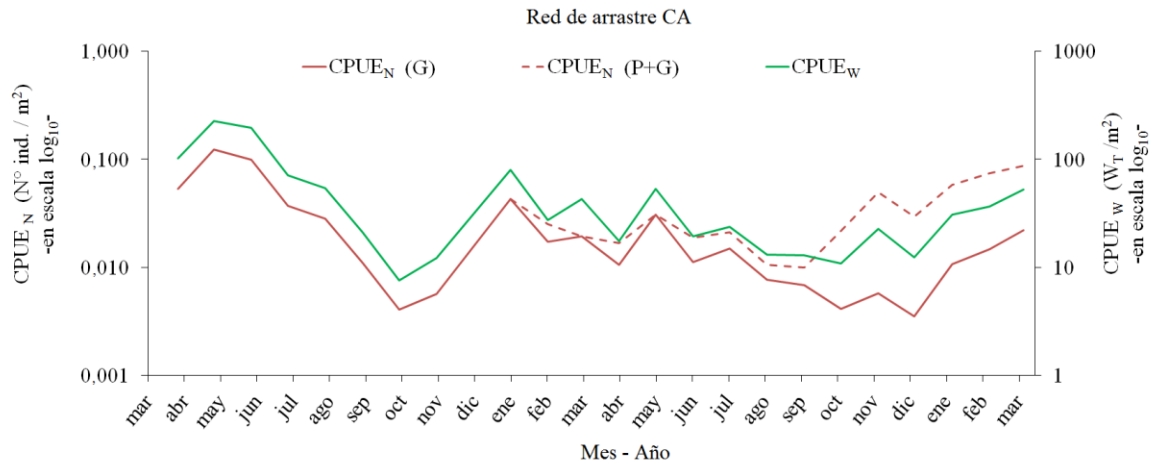


Figura II.18. Variación de los promedios mensuales de la CPUE_N y CPUE_W para el caso de la red de arrastre dentro de los CA presentado en escala log₁₀(X+1).

Al analizar las variaciones de la CPUE_N (G), CPUE_N (P+G) y CPUE_W de la red de arrastre en relación al nivel hídrico de los CA se encontró que los valores máximos se registraron en meses de baja profundidad, mientras que por el contrario, los registros mínimos se obtuvieron en meses en que la profundidad fue elevada. En la figura II.19, se grafica la relación inversa entre CPUE_W con respecto a la variación de la profundidad en los CA junto con el modelo potencial ajustado a los datos ($r^2 = 0,60$; $P < 0,01$), indicando que al incrementarse el nivel del agua en los CA hay que aumentar el área arrastrada para obtener el mismo peso de captura.

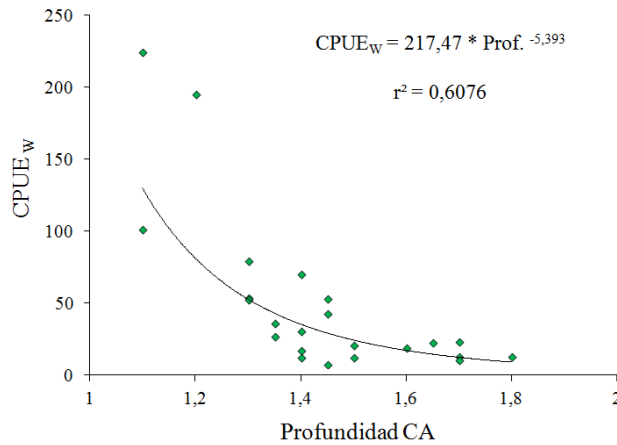


Figura II.19. Relación entre los valores promedio de CPUE_W con respecto a la profundidad de los CA (m) junto con la ecuación de la función ajustada a los datos y el grado de ajuste (r^2).

En la Tabla II.6 se presentan los promedios mensuales de $CPUE_N$ (G), $CPUE_N$ (P+G) y $CPUE_W$ calculados para ambos artes de pesca para los arroyos naturales (AN). La trampa garlito presentó los valores máximos de $CPUE_N$ (G) en febrero de 2011 y los registros más altos de $CPUE_N$ (P+G) y $CPUE_W$ en marzo 2010. En contraste, para el mismo arte los valores mínimos de $CPUE_N$ (G), $CPUE_N$ (P+G) y $CPUE_W$ se obtuvieron en junio de 2010.

Para el caso de la red de arrastre, los valores máximos de $CPUE_N$ (G), $CPUE_N$ (P+G) y $CPUE_W$ se registraron en marzo de 2010, mientras que, en el otro extremo, los valores mínimos de $CPUE_N$ (G) se alcanzaron en agosto de 2010, mientras que para $CPUE_N$ (P+G) y $CPUE_W$ en diciembre de 2010.

Tabla II.6. Valores promedio mensuales de $CPUE_N$ (N° ind./h) y $CPUE_W$ (W_T/h) para la trampa garlito junto con $CPUE_N$ (N° ind./m²) y $CPUE_W$ (W_T/m^2) para la red de arrastre, registrados a lo largo del trabajo para los arroyos naturales (AN). $CPUE_N$ (G): grupo de “tallas grandes”, $CPUE_N$ (P+G) grupo de “tallas pequeñas” junto con “tallas grandes”.

Mes-Año	Trampa garlito			Red de arrastre		
	$CPUE_N$ (N° ind./h)		$CPUE_W$ (W_T/h)	$CPUE_N$ (N° ind./m ²)		$CPUE_W$ (W_T/m^2)
	(G)	(P+G)		(G)	(P+G)	
Abr-09						
May-09						
Jun-09						
Jul-09						
Ago-09						
Sep-09						
Oct-09	0,05	0,05	92,9	0,004	0,004	8,4
Nov-09	0,32	0,32	536,3	0,002	0,002	5,0
Dic-09	0,46	0,46	928,9	0,004	0,004	10,0
Ene-10						
Feb-10						
Mar-10		11,67	798,0	0,06	0,06	115,9
Abr-10	0,20	0,30	361,8	0,003	0,008	8,9
May-10	0,26	0,26	513,6			
Jun-10	0,05	0,05	91,7			
Jul-10						
Ago-10				0,0004	0,002	0,9
Sep-10						
Oct-10	0,26	0,26	513,7	0,0008	0,010	2,1
Nov-10				0,004	0,006	8,3
Dic-10	0,06	0,11	133,6		0,0008	0,2
Ene-11	0,17	0,17	338,6			
Feb-11	0,48	0,81	1013,1			
Mar-11	0,05	0,29	137,1			

II.3. Discusión.

Con los resultados obtenidos es posible afirmar que la población de carpa común que habita los Humedales de Ajó ha alcanzado niveles de abundancia relativa máximos (número y peso) en la comunidad de peces, situación que representa un signo de alerta si se tiene en cuenta de que se trata de un Área Protegida y de una especie invasora. Esto se evidencia, en primer lugar, porque la especie se capturó en todos los relevamientos ictiológicos efectuados. En segundo lugar, porque al examinar las CPUE_N obtenidas para la trampa garlito obtenidas en el presente estudio, ya que sus picos máximos alcanzaron 5,31 N° ind./h en los CA (Tabla II.5) y 11,67 N° ind./h (Tabla II.6) en los AN . Al comparar estos valores con los registrados en otros estudios a lo largo de la provincia con el mismo arte, entre 0,02 N° ind./h a 7,16 N° ind./h (Colautti, 1997; Berasain et al., 2001; Remes Lenicov & Berasain, 2004; Berasain & Argemi, 2008a; 2008b; Berasain, 2014; Colautti et al., 2015), se constató que en el sitio de estudio se obtuvieron valores entre los máximos documentados para la región. Estos hallazgos demuestran el éxito alcanzado por la especie dentro del área y apoyan las conclusiones de Colautti (1997), quién señala el éxito de este pez invasor para la Región Pampeana. En su trabajo, éste autor indicó que la especie ha encontrado en las aguas dulces bonaerenses un medio óptimo para su desarrollo, no sólo por las condiciones ecológicas propicias sino también porque se la ha beneficiado indirectamente mediante la perturbación de los sistemas acuáticos por parte de las actividades humanas. Esta conclusión se confirmó posteriormente, debido a que durante las dos décadas siguientes se ha producido un incremento en la cantidad de registros de la especie en múltiples cuerpos de agua a lo largo de la provincia de Buenos Aires (Maiztegui et al., *en prensa*).

En el caso particular de los ambientes aquí estudiados, la hidrología del área junto a la morfología de los cuerpos de agua propios del humedal, estarían potenciando aún más el éxito de la especie. En este sentido, el régimen hídrico del área genera que el humedal presente una alternancia de períodos de sequía e inundación, lo que se refleja en variaciones de la superficie inundada del ambiente y, por lo tanto, del hábitat disponible para los peces. Así, durante el período de muestreo

se registró la variación de la profundidad de los cuerpos de agua relevados, permitiéndose reconocer dos escenarios hidrológicos, uno de niveles bajos o “sequía” y otro de niveles altos o “inundación” (Figuras II.11 y II.15). Esto se ve reflejado en una variación en el ambiente utilizable por parte la carpa común, de manera que durante los períodos de sequía los ejemplares quedan recluidos dentro de los CA (Sequía), por el contrario en los períodos de inundación el incremento de los niveles hídricos produce que, además de los CA (Inundación), aparezcan nuevos ambientes para ser aprovechados por la especie, los AN (Figuras II.11 y II.15). Esta inestabilidad ambiental podría estar jugando un rol preponderante en el éxito de la carpa común en la zona, ya que teniendo en cuenta su elevada versatilidad ecológica (Colautti, 1997; Koehn, 2004) la beneficiaría a este animal invasor con respecto a las especies nativas. Esta hipótesis estaría de acuerdo por lo señalado por otros autores, indicando que los ambientes que sufren eventos de inestabilidad favorecen el desarrollo de poblaciones de carpa común (Bajer & Sorensen, 2010; Bajer et al., 2012).

Al analizar las distribuciones de frecuencias de tallas obtenidas a lo largo de cada uno de los meses del estudio (Figura II.16), se observó que al inicio, en abril de 2009, sólo se capturaron individuos con $L_T > 350$ mm, recién a partir de febrero de 2010 comenzaron a capturarse ejemplares $L_T < 350$ mm. La aparición de este grupo de ejemplares de menor longitud se trataría de individuos de edad 0+ o “yoy” (del inglés “young-of-the-year”), lo que estaría probablemente asociado con un evento reproductivo ocurrido en el año 2009, tema que se desarrollará oportunamente. Es interesante destacar que durante los años 2009 y 2011 no se colectaron ejemplares de edad 0+ provenientes de reclutamientos de los respectivos desoves, lo que indicaría que los eventos de reclutamiento exitoso, en la población de la zona, no ocurren todos los años sino que presentarían una periodicidad ligada a condiciones ambientales particulares en los meses posteriores al desove. Estos reclutamientos episódicos serían un rasgo interesante de la dinámica poblacional de las carpas que habitan la zona, lo que seguramente se encuentra asociado con las fluctuaciones ambientales entre ciclos anuales dentro del área.

Al comparar las distribuciones de frecuencias de tallas obtenidas en CA (Inundación) y AN se encontró que no existen diferencias, lo que demuestra que la especie no hace un uso diferencial por tallas de estos biotopos profusamente conectados, sino que existen desplazamientos entre ambos ambientes haciendo un uso integral del área. De hecho las oscilaciones de las CPUE obtenidas para ambos artes de pesca y para la red de arrastre en particular, en relación con la variación de la profundidad de los ambientes (Figura II.17-19), indica que la población tiende a "diluirse" utilizando rápidamente las áreas inundadas apenas se incrementa el nivel hídrico de la región, disminuyendo su densidad de manera inversa al aumento de área inundada. Los desplazamientos efectuados por parte de la especie han sido estudiados por diversos autores en diferentes lugares del mundo (Stuart & Jones 2006a; 2006b; Penne & Pierce, 2008; Osborne et al., 2009; Daniel et al., 2011; Taylor et al., 2012), en líneas generales concuerdan en que luego de producirse un incremento en los niveles hídricos de los cuerpos de agua la especie tiende a trasladarse hacia zonas adyacentes recientemente inundadas en búsqueda de nuevos ambientes para desovar o alimentarse. Los movimientos realizados por parte de los ejemplares de carpa dentro de los biotopos descriptos serán tratados más adelante, considerando los diferentes aspectos biológicos de la especie.

Es posible indicar que dentro del área la carpa común ha alcanzado niveles de abundancias elevados (CPUE) cuando se las compara con otros cuerpos de agua de la región, en donde el efecto de la inestabilidad ambiental parece estar jugando un rol relevante en el desarrollo de su población.

CAPÍTULO III.



**-RELACIÓN LARGO-PESO E ÍNDICES DE
CONDICIÓN**

CAPÍTULO III. Relación largo-peso e índices de condición.

III.1. Introducción.

A medida que el tiempo transcurre el tamaño del cuerpo de los peces aumenta, lo que implica un incremento tanto en su talla como en su peso corporal. Dicha relación presenta variaciones no sólo entre las distintas especies de peces, sino también entre la misma especie en diferentes ambientes y períodos de tiempo (Murphy & Willis, 1996; Froese, 2006).

El análisis de la relación longitud-peso (RLW) de los peces brinda información esencial para la investigación pesquera (Murphy & Willis, 1996). Este conocimiento se utiliza para calcular la función matemática que presentan dichas variables, permitiendo así la posibilidad de estimar el peso a través de la talla o viceversa. A su vez, la RLW se emplea para determinar el bienestar general o la condición de un individuo, a través de medir la variación de su peso respecto del esperado para uno de la misma talla de acuerdo a la RLW (Le Cren, 1951; Murphy & Willis, 1996). Estos factores de condición son ampliamente utilizados en la biología pesquera ya que evalúan indirectamente las condiciones ecológicas de un determinado ambiente por medio de la respuesta en peso o engorde de los peces ante las circunstancias ambientales específicas en que se desarrollan dichos organismos (Murphy & Willis, 1996). La condición de los individuos es variable, lo que conlleva que el cálculo y comparación de estos índices entre grupos de peces permite descubrir diferencias tanto entre los sexos, las tallas y los distintos ambientes (Murphy & Willis, 1996; Froese, 2006). Asimismo, la condición es dinámica, ya que al realizar comparaciones en distintos períodos de tiempo o seguimientos a largo plazo, se pueden detectar cambios estacionales, patrones anuales, influencia del ciclo reproductivo, como así también, empobrecimiento o mejoría de los individuos en lapsos prolongados (Murphy & Willis, 1996; Froese, 2006).

En base a lo mencionado, el fin de este capítulo es analizar los cambios en la condición de las carpas considerando tanto el efecto de factores ambientales, como la estacionalidad y los períodos hidrológicos del área, como también la influencia de variables intrínsecas como la talla y el sexo.

III.2. Materiales y métodos.

III.2.1-Relación largo-peso L_T - W_T .

La RLW de la mayoría de los peces se describe mediante la siguiente fórmula matemática (Le Cren, 1951; Ricker, 1973):

$$W_T = a * L_T^b$$

en la cual W_T es el peso corporal total húmedo, L_T es la longitud total, a y b son los parámetros de la ecuación. Estos dos últimos poseen un significado biológico, estando a relacionado a la forma del cuerpo, y b al tipo de incremento del peso corporal con respecto a la variación de la longitud, siendo isométrico ($=3$), alométrico positivo (> 3) o alométrico negativo (< 3).

III.2.2-Índices de Condición.

Se utilizó el Factor de Condición Relativa $-K_N$ - (Le Cren, 1951), ya que el mismo permite comparar ejemplares de diferentes tallas dentro de una misma población al compensar los cambios en la forma o condición a medida que se incrementa la talla (Froese, 2006).

A partir de los ejemplares obtenidos en los muestreos se graficó RLW, y mediante el método de mínimos cuadrados se obtuvieron los parámetros a y b de dicha curva. Cabe remarcar que esta función se calculó, por un lado, para totalidad de los individuos colectados utilizando el peso total (W_T) y por otro lado, sólo para los ejemplares procesados usando el peso total menos la gónada (W_{T-G}) y también el peso eviscerado (W_{Ev}). Luego, para cada caso se obtuvo el ya mencionado índice, expresándolos como K_N , $K_{N-(T-G)}$ y K_{N-Ev} , respectivamente. A continuación se detallan las fórmulas de los índices referidos:

$$K_N = W_T / W'_T$$

$$K_{N-(T-G)} = W_{T-G} / W'_{T-G}$$

$$K_{N-Ev} = W_{Ev} / W'_{Ev}$$

donde W (W_T , W_{T-G} o W_{Ev}) son los distintos pesos observados en un individuo de determinada L_T y W' (W'_T , W'_{T-G} o W'_{Ev}) son cada uno de los pesos estimados para el individuo de dicha L_T según las respectivas ecuaciones de las relaciones de la talla con los diferentes pesos considerados ($W' = a *$

L_T ^b). El motivo por el cual se calcularon tres índices (K_N , $K_{N-(T-G)}$ y K_{N-EV}) fue discriminar cuanto de la variación de la condición de los peces se debe a la porción somática del cuerpo, cuanto a las gónadas y cuanto a las vísceras (tubo digestivo junto sus glándulas anexas y otros órganos internos). Esta diferenciación se realizó con el fin de evidenciar en qué momento o bajo qué condiciones ambientales la porción somática del cuerpo de los peces es máxima.

En primer lugar, con el propósito de representar el rango de variación de los datos por muestreo, los registros de K_N individuales se graficaron en base al mes de la colecta, calculándose sus valores medios mensuales y su desvío estándar. Luego, con el fin de evidenciar la existencia de alguna relación entre la condición de los ejemplares y la profundidad de los CA, se calcularon los promedios mensuales de K_N , $K_{N-(T-G)}$ y K_{N-EV} , efectuándose un análisis de correlación de Spearman para cada índice con respecto a la profundidad de los CA ($P < 0,01$).

Considerando los dos períodos hidrológicos reconocidos a lo largo de este trabajo (Capítulo II, Figura II.11), los datos se dividieron, para cada índice, respecto al período de captura ya sea de sequía o de inundación, con el objetivo de evidenciar si la situación hidrológica de estos ambientes influye sobre la condición de los peces. Los análisis de cada índice se realizaron por separado:

1- En el caso de los registros de K_N se les efectuó, por un lado, un análisis de la varianza - ANOVA- de dos vías con el objetivo de testear diferencias entre la condición de los individuos en los ambientes -CA (Sequía), CA (Inundación) y AN- y, entre grupos de L_T -tallas pequeñas ($L_T < 350$ mm) y tallas grandes ($L_T > 350$ mm)- (Capítulo II). Por otro lado, teniendo en cuenta sólo a los ejemplares > 350 mm, se calculó nuevamente un ANOVA de dos vías con el fin de testear diferencias entre los ambientes y sexo. En aquellos casos en donde el test mostró diferencias significativas se realizó el test *a posteriori* de Tukey (Zar, 1999).

2- En el caso de $K_{N-(T-G)}$ con el fin de detectar diferencias con los resultados registrados con el K_N se efectuó un ANOVA de dos vías con el objetivo de testear diferencias entre los ambientes y sexos.

3- Por último, en el caso de los registros de K_{N-EV} para comprobar si existieron diferencias

con los otros índices se realizó el mismo análisis que el explicado previamente para $K_{N-(T-G)}$. Cabe remarcar que para los cálculos de $K_{N-(T-G)}$ y K_{N-EV} sólo se tuvieron en cuenta individuos adultos.

En todos los análisis, para efectuar los análisis se utilizó el programa estadístico STATISTICA version 8.0 (Stat Soft, 2007). Los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas se evaluaron en todos los casos usando el test de Kolmogorov-Smirnov y de Bartlett, respectivamente.

Debido a que el K_N es calculado a partir de la RWL de la población bajo estudio resulta útil para detectar diferencias dentro de la población en función de diferentes variables pero su uso para comparar con otras poblaciones se ve limitado por la misma naturaleza del índice ya que las relaciones largo peso suelen diferir entre poblaciones. Por lo tanto, registros de K_N obtenidos con las relaciones largo peso de diferentes poblaciones aunque arrojen valores similares no necesariamente indican que los peces exhiben condición similar. Por esta razón, y con el objetivo de comparar los valores de condición relativa obtenidos en la presente tesis con los registrados por Colautti (1997) en la laguna de Lobos, se calculó la condición para todos ejemplares de carpa colectados teniendo en cuenta la ecuación de RWL_C de la población de dicha laguna ($W = 0,00002639 * L_T^{2,976}$) obteniéndose el K_{NC} . Se compararon los valores de K_{NC} obtenidos con los documentados por Colautti, (1997), mediante un test de T diferencia de medias ($P < 0,01$).

Finalmente, con el objetivo de comparar la condición de la población de carpas del sitio de estudio con lo que con lo documentado en la bibliografía para el ambiente nativo de la especie, se calculó el Factor de Condición de Fulton (Murphy & Willis, 1996), mediante la siguiente ecuación:

$$K = (W_T / L_T^3) * 100000$$

teniendo en cuenta que este índice permite comparar sólo peces de tallas similares, se cotejaron los valores de K obtenidos para los humedales con los resultados alcanzados por Sedaghat et al. (2013) para diferentes tallas de carpa.

III.3. Resultados.

En las figuras III.1.a-c se grafican la RLW para L_T - W_T ($n = 2092$), para L_T - W_{T-G} y para L_T - W_{Ev} ($n = 884$), en cada caso se expresa la función ajustada a la relación entre ambas variables y el grado de ajuste a los datos ($P < 0,01$).

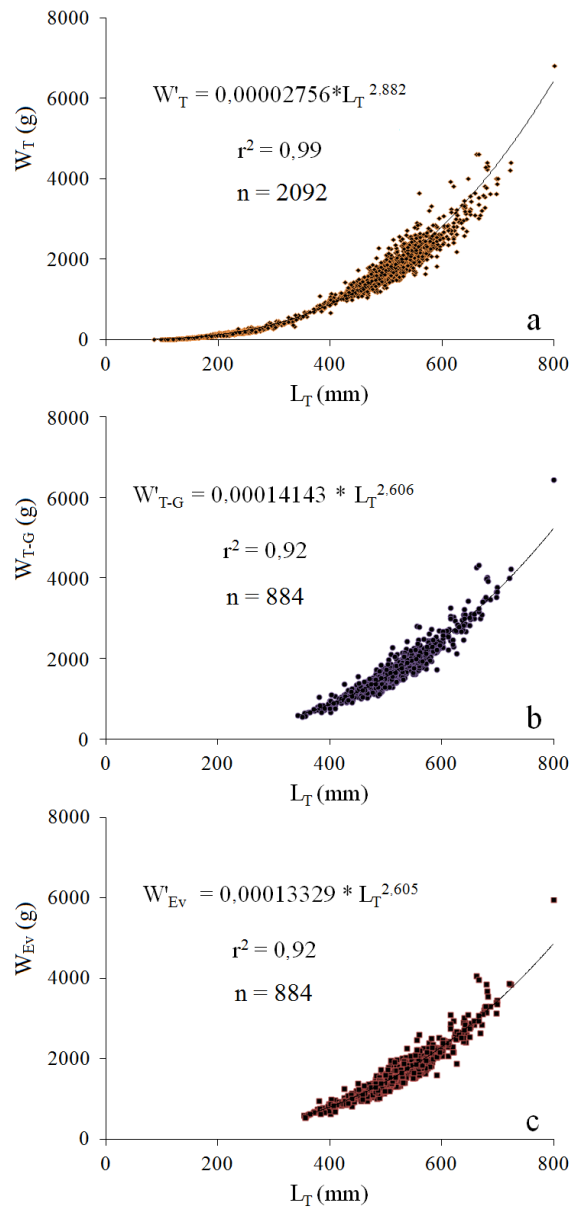


Figura III.1. Relación longitud-peso (RLW): a- entre talla-peso total (L_T - W_T); b- entre talla- peso total menos peso gonadal (L_T - W_{T-G}); c- entre la talla-peso eviscerado (L_T - W_{Ev}). En cada caso se muestra la ecuación del modelo ajustado y la bondad de ajuste a los datos (r^2).

Las ecuaciones graficadas en la figura III.1 se utilizaron para calcular los índices de Condición Relativa K_N , $K_{N-(T-G)}$ y K_{N-EV} , respectivamente. Estos resultados indicaron que, para todos los casos, las curvas presentaron un valor predictivo elevado ($P < 0,01$). A su vez, al analizar el valor del exponente de las ecuaciones calculadas (parámetro b), las funciones obtenidas mostraron que los individuos exhibieron un incremento del peso en relación a la talla de tipo alométrico negativo ($b < 3$).

Al representar gráficamente los valores de K_N para cada individuo colectado (Figura III.2), se detectó el amplio grado de dispersión por muestreo, observándose que los valores medios mensuales presentaron un patrón de variación estacional, caracterizado por registros máximos en los meses de primavera y verano, dependiendo el año.

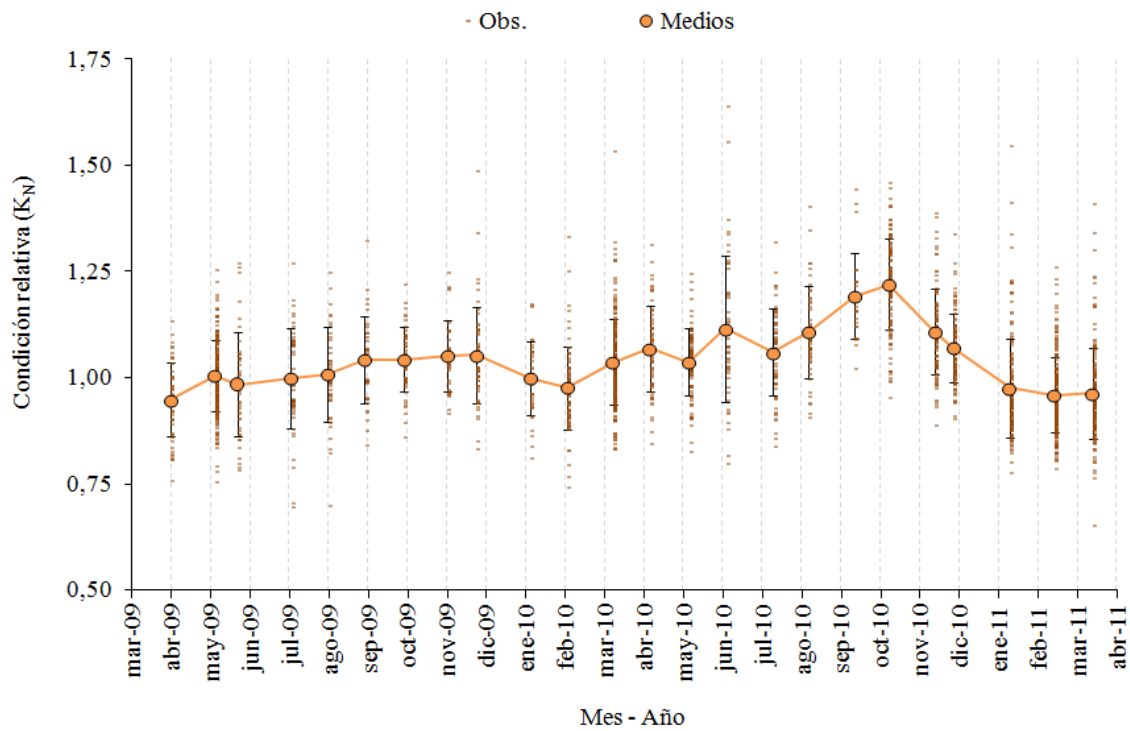


Figura III.2. Variación de los registros de K_N durante el período de estudio. Se grafican los registros observados junto con los valores medios y sus respectivos desvíos estándar.

Al comparar la oscilación de los valores medios de los tres índices de condición durante el estudio, se registró la existencia del patrón de fluctuación estacional ya mencionado, con diferente

intensidad en los dos ciclos anuales que cubrieron los muestreos (Figura III.3). Asimismo, durante los períodos secos, donde sólo se capturaban en los CA (Sequía), se registraron los valores mínimos para los 3 factores de condición y en un rango acotado (0,95-1,00). Por otro lado, a niveles hídricos más elevados, se detectó un incremento en los valores de los 3 índices de condición y los registros oscilaron en un rango mayor (0,96-1,22). Este patrón de oscilación descripto se detectó para ambos años de estudio, exhibiendo mayor intensidad en el 2010.

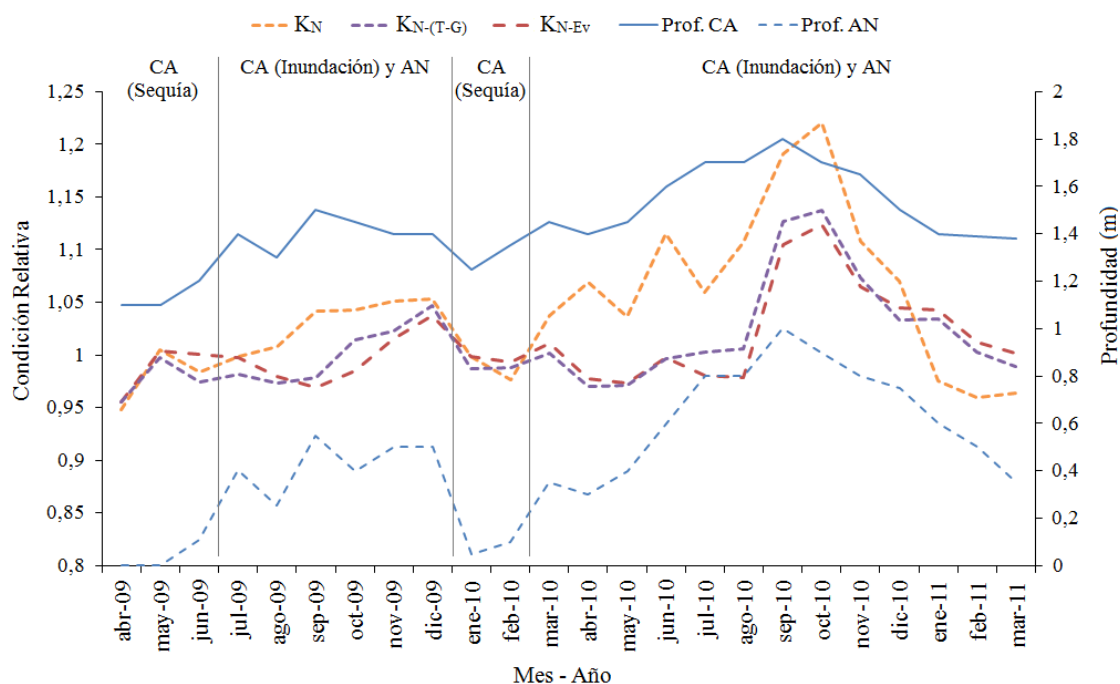


Figura III.3. Variación de K_N , $K_{N-(T-G)}$ y K_{N-Ev} a lo largo del estudio en relación con la profundidad del ambiente (m). Se indican los períodos hidrológicos y los ambientes muestreados.

Al considerar por separado los valores mensuales de cada uno los índices con respecto al nivel hídrico de los CA los análisis indicaron una correlación significativa entre K_N y K_{N-Ev} con respecto a la profundidad ($P < 0,01$) (Tabla III.1).

Tabla III.1. Valores del coeficiente de correlación de Spearman (r), considerando los registros mensuales de cada índice de condición con la profundidad registrada de los CA.

Índices de condición relativa	r
K_N	0,82*
$K_{N(T-G)}$	0,22
K_{N-Ev}	0,56*

En el caso del K_N , los análisis efectuados al considerar los efectos de la talla y del ambiente, indicaron que el factor de condición fue diferente en relación al grupo de tallas y al ambiente. Esto da muestras de interacción entre los factores seleccionados (ANOVA, $F = 6,34$; $P < 0,01$) (Tabla III.2). Dentro de los resultados del test a *posteriori* se destaca que los ejemplares en CA (Sequía) no presentaron diferencias por la talla pero difirieron con el resto de los individuos de ambos grupos de talla y de ambos ambientes, exhibiendo valores de K_N menores. A su vez, este análisis indicó que la diferencia entre grupos de tallas por ambiente, proviene de los AN, donde los individuos de menor tamaño ($L_T < 350$ mm) tuvieron una mejor condición que los de tallas mayores ($L_T > 350$ mm).

Tabla III.2. Resultados de las pruebas de ANOVA de dos vías comparando la condición (K_N) de los ejemplares capturados entre ambientes -CA (Sequía), CA (Inundación) y AN- y grupo de talla - $L_T < 350$ mm y $L_T > 350$ mm-.

Fuente de variación	GL	CM	F	P
Ambiente	2	0,09	46,25	0,000*
Grupo de talla	1	0,00	0,24	0,62
Ambiente*Grupo de talla	2	0,66	6,34	0,001*
Error	1525	0,01		

En la figura III.4 se muestran los resultados anteriormente descriptos, observándose que los individuos colectados en los CA (Sequía), independientemente de la talla, exhibieron una condición más baja que todos los individuos capturados en los CA (Inundación) y en los AN. Además, cabe mencionar que dentro de los CA (Sequía) los grupos de tallas no se diferenciaron entre sí, del

mismo modo que para el caso de los CA (Inundación). Por otro lado, en los AN, los individuos más pequeños ($L_T < 350$ mm) presentaron un mejor índice de condición que los mayores ($L_T > 350$ mm).

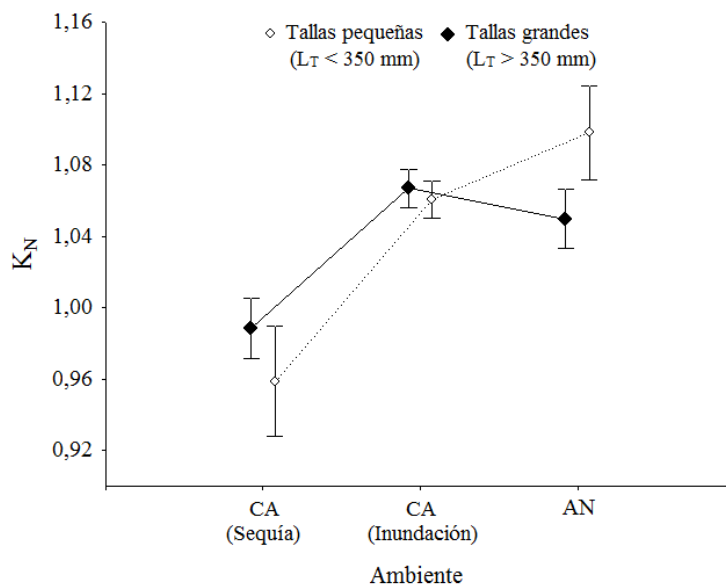


Figura III.4. Valores medios de K_N y sus respectivos desvíos estándar para cada ambiente y grupo de talla. Rombos oscuros representan el grupo $L_T < 350$ mm y rombos claros el grupo $L_T > 350$ mm.

En el caso de los análisis realizados en relación al sexo, los resultados también indicaron diferencias entre la condición de los peces por ambiente (ANOVA, $F = 28,93$; $P < 0,01$) y entre sexos (ANOVA, $F = 14,15$; $P < 0,01$). Sin embargo, no mostraron interacción entre los factores seleccionados (ANOVA, $F = 0,72$ $P > 0,01$) (Tabla III.3). El test *a posteriori* indicó que los individuos de los CA (Sequía) presentaron valores menores de K_N que en el caso de los CA (Inundación) y AN, mientras que, con respecto al sexo, las hembras exhibieron siempre valores mayores de K_N .

Tabla II.3. Resultados de las pruebas de ANOVA de dos vías comparando la condición $-K_N-$ de los ejemplares capturados entre ambientes -CA (Sequía), CA (Inundación) y AN- y sexo -H y M-.

Fuente de variación	GL	CM	F	P
Ambiente	2	0,36	28,93	0,000*
Sexo	1	0,17	14,15	0,000*
Ambiente*Sexo	2	0,009	0,72	0,48
Error	887	0,01		

En la figura III.5 se muestran los resultados previamente descriptos, detectándose que los ejemplares colectados en los CA (Sequía) exhibieron una condición más baja que los individuos capturados en los CA (Inundación) y en los AN. A su vez, se observa que las hembras presentaron mejor condición que los machos.

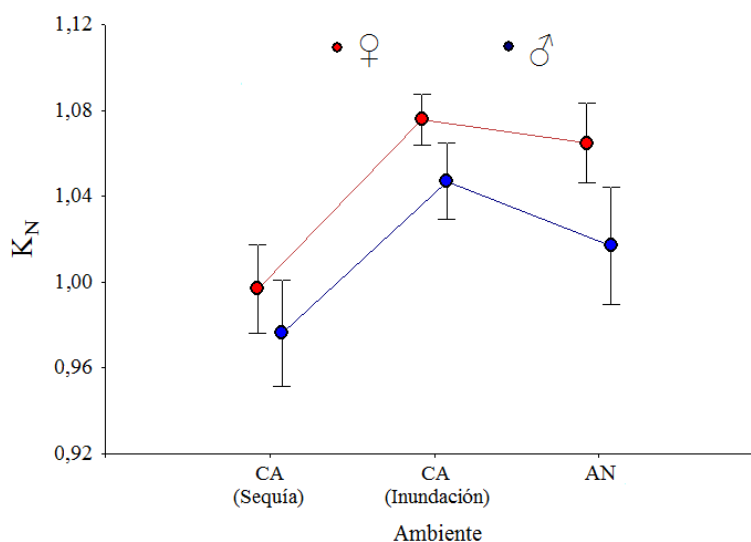


Figura III.5. Valores medios de K_N y sus respectivos desvíos estándar para cada ambiente y sexo.

Círculos rojos representan a las hembras y círculos azules a los machos.

Para el caso de $K_{N-(T-G)}$, los análisis exhibieron resultados similares al caso anterior, debido a que se encontraron diferencias entre los valores de condición de los peces por ambiente (ANOVA, $F = 8,54$; $P < 0,01$) pero no mostraron variaciones en relación al sexo (ANOVA, $F = 0,01$; $P > 0,01$) ni tampoco interacción entre los factores (ANOVA, $F = 1,12$; $P > 0,01$) (Tabla III.4). El test a

posteriori indicó que los ejemplares de CA (Sequía) presentaron valores de $K_{N-(T-G)}$ menores con respecto a los individuos de CA (Inundación) y de AN.

Tabla II.4. Resultados de las pruebas de ANOVA de dos vías comparando la condición $-K_{N-(T-G)}$ de los ejemplares capturados entre ambientes -CA (Sequía), CA (Inundación) y AN- y sexo -H y M-.

Fuente de variación	GL	CM	F	P
Ambiente	2	0,07	8,54	0,000*
Sexo	1	0,00	0,01	0,95
Ambiente*Sexo	2	0,00	1,12	0,32
Error	887	0,00		

En la figura III.6 se presentan los resultados anteriormente descriptos, observándose la diferencia entre la condición de los peces por ambientes ya mencionada y que, además, la condición no presenta diferencias por sexo en cada uno de los ambientes considerados.

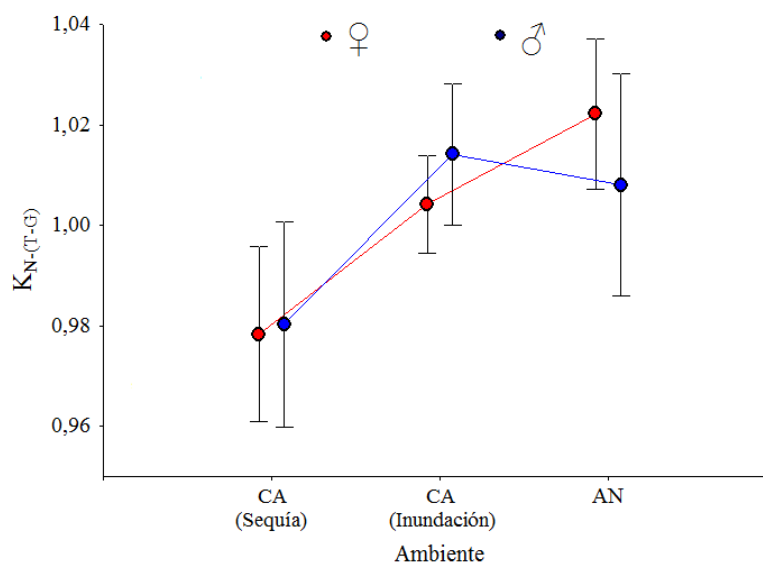


Figura III.6. Valores medios de $K_{N-(T-G)}$ y sus respectivos desvíos estándar para cada ambiente y sexo.

Círculos rojos representan a las hembras y círculos azules a los machos.

Para el caso de K_{N-Ev} , al considerar el peso total de los ejemplares excluyendo el visceral (porción somática) los análisis efectuados mostraron resultados diferentes en relación a lo obtenido previamente (Figura III.6), ya que no se detectaron diferencias entre la condición de los peces por

ambiente (ANOVA, $F = 2,99$; $P > 0,01$), ni en relación al sexo (ANOVA, $F = 0,16$; $P > 0,01$) ni tampoco interacción entre los factores elegidos (ANOVA, $F = 0,16$; $P > 0,01$) (Tabla III.5).

Tabla II.5. Resultados de las pruebas de ANOVA de dos vías comparando la condición $-K_{N-EV}-$ de los ejemplares capturados entre ambientes -CA (Sequía), CA (Inundación) y AN- y sexo -H y M-.

Fuente de variación	GL	CM	F	P
Ambiente	2	0,02	2,99	0,05
Sexo	1	0,00	0,16	0,68
Ambiente*Sexo	2	0,00	0,68	0,50
Error	876	0,00		

En la figura III.7, se grafica lo descripto previamente, indicando que a diferencia de lo obtenido con los otros índices, se observa que los registros K_{N-EV} son similares entre ambientes y entre sexos.

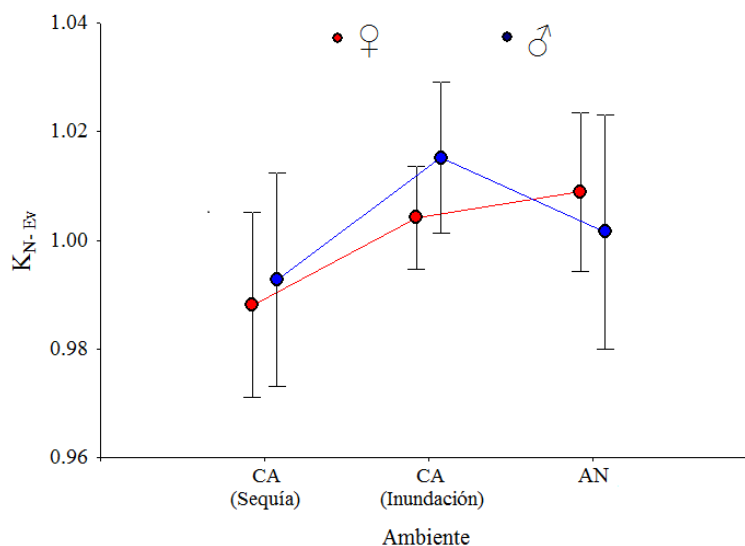


Figura III.7. Valores medios de K_{N-EV} y sus respectivos desvíos estándar para cada ambiente y sexo.

Círculos rojos representan a las hembras y círculos azules a los machos.

Al cotejar el promedio total del índice de condición K_{NC} obtenido junto con sus desvíos estándar ($n = 2092$; $K_{NC} = 1,01 \pm 0,14$) con los que constan en la tesis doctoral de Colautti (1997) (n

= 735; $K_{NC} = 1,00 \pm 0,01$) correspondientes a la laguna de Lobos, no se registraron diferencias entre la condición de las carpas de ambos ambientes ($P > 0,01$).

En la Tabla III.6 se comparan los registros obtenidos para el índice de Fulton para los diferentes rangos de L_T con respecto a lo documentado en el ambiente nativo de la especie por Sedaghat et al (2013). En dicha tabla se detecta que, sin importar la talla considerada, la población de carpas analizada en esta tesis exhibe una condición menor.

Tabla III.6. Valores medios obtenidos de K a diferentes largos totales (mm) del presente estudio comparado con lo documentado por Sedaghat et al. (2013).

L_T (mm)	Este estudio	Sedaghat et al. (2013)
240	1,43	1,86
320	1,37	1,84
360	1,50	1,81
390	1,48	1,74
430	1,42	1,77
480	1,38	1,73
500	1,35	1,86

III.4. Discusión.

La condición de los individuos de carpa común que habitan la zona de estudio presenta una fluctuación de carácter estacional y fuertemente influida por las oscilaciones del nivel hidrométrico del ambiente, así como por el período reproductivo. Dicho patrón se detectó para todos los índices calculados y durante dos ciclos anuales con una intensidad dispar cada año (Figuras II.2-3). Esta variación de periodicidad estacional se caracteriza porque a principios de otoño la condición de los individuos presenta valores bajos, que se van incrementando durante el invierno hasta llegar al máximo en la primavera, desde donde comienzan a disminuir hasta alcanzar el mínimo en verano. La fluctuación de la condición de los peces se encuentra íntimamente asociada al nivel hídrico del humedal, ya que los patrones de oscilación de ambas variables están prácticamente solapados (Figura III.3). Del mismo modo, se puede destacar que el nivel hidrométrico influye sobre la intensidad de la condición a lo largo del año, lo que explica la diferencia en la intensidad detectada entre los dos ciclos anuales estudiados (Figura III.3). La condición de los individuos para los tres índices calculados está correlacionada positivamente con respecto a la variación del nivel hidrométrico (Tabla III.1), lo que indica que al incrementarse el nivel de agua en el ambiente aumenta el bienestar general de la carpa común en el humedal. Al aumentar la cantidad de agua en del sitio de estudio se forman por escurrimiento superficial los AN (Capítulo II), situación que le permitiría a la especie tener acceso a nuevas fuentes de alimento mediante el desplazamiento hacia las zonas inundadas incrementando así su condición (tema que será desarrollado con mayor detalle en el capítulo VI). Esta suposición se sustenta en que durante los períodos de inundación se veían a los ejemplares de carpa común alimentándose y además porque durante ambos ciclos anuales, a medida que se incrementaban los niveles hídricos y aparecieron los AN, mejoró la condición de los peces. Otro resultado que apoya esta hipótesis es que los valores máximos de los niveles hídricos estuvieron solapados con los picos registrados en la condición de los ejemplares estudiados, hecho que se registró en ambos ciclos anuales (Figura III.3). Los resultados alcanzados coinciden con Colautti (1997), quién también registró un patrón de oscilación estacional para la condición de la

especie encontrándose diferencias en la intensidad de la condición entre diferentes ciclos anuales que relacionó con variaciones ambientales de carácter errático, como es la variación del nivel hídrico. Con respecto a lo obtenido en otros lugares templados del planeta, en los que se han efectuado estudios similares para la especie en Francia (Crivelli, 1981), España (Fernández Delgado, 1990) y Turquía (Elp et al., 2008), también se indica una fluctuación estacional con el mismo patrón de variación que el obtenido en este estudio.

Al comparar la oscilación de los valores medios de los diferentes factores de condición calculados (K_N , $K_{N-(T-G)}$ y K_{N-EV}), se observa un patrón estacional, con valores semejantes para cada índice durante el verano, pero de magnitudes diferentes durante otoño y primavera. Esto revela que la fluctuación en la condición, se produce tanto por un aumento en el peso total (K_N), como en el peso total sin gónadas ($K_{N-(T-G)}$) y con el eviscerado (K_{N-EV}), presentando el primero el que mayor rango de variación posee (Figura III.3). Este hecho manifiesta que la energía que los ejemplares obtienen del ambiente, proveniente de la explotación de los recursos alimenticios asociados a la formación de los AN, la invierten casi en su totalidad en la reproducción y en menor proporción en sus reservas corporales. En el verano se registra un descenso muy marcado de la condición de los individuos (K_N , $K_{N-(T-G)}$ y K_{N-EV}), lo que en principio se podría atribuir exclusivamente a la liberación de gametos de la gónada en el desove. Esta suposición sería acertada en el caso que la disminución se registrara sólo en el factor K_N , sin embargo, al detectarse también en el resto de los índices de condición ($K_{N-(T-G)}$ y K_{N-EV}) demuestra que la especie también consume sus reservas somáticas indicando el alto valor energético que implica la reproducción. Los resultados alcanzados concuerdan con Colautti (1997), donde analizó la variación entre los índices de condición, considerando tanto el peso total como el peso somático, para ejemplares hembras de la Laguna de Lobos. En base a lo mencionado, es posible indicar que la variación de la condición de la carpa común es semejante dentro de dos ambientes pampásicos que presentan rasgos hidrológicos diferentes y muestra su plasticidad y la gran inversión energética en la reproducción. En otras poblaciones de la especie en ambientes de Europa se hallaron resultados similares e indican que la

variación de la condición está asociada con el evento reproductivo (Crivelli, 1981; Fernández Delgado, 1990). En el capítulo de biología reproductiva (Capítulo IV), se analizará la variación entre los índices de condición y la oscilación de los índices gonadosomáticos.

Al analizar el efecto del período hidrológico sobre la condición general de los peces se observan resultados diferentes según el factor que se tenga en cuenta. En el caso de los análisis sobre K_N (Figura III.4), los resultados reflejan que ambos grupos de tallas en los CA (Sequía) exhiben una peor condición que los de los CA (Inundación) y de los AN. A su vez, los grupos de tallas dentro de los CA (Inundación) no presentan diferencias significativas entre sí, sin embargo, en el caso de los AN los ejemplares de menor talla ($L_T < 350$ mm) exhiben una mejor condición que los individuos más grandes ($L_T > 350$ mm), mostrando una interacción significativa entre el ambiente y la talla. Estos resultados demuestran el rol determinante de la inestabilidad hídrica de estos humedales sobre la condición de los ejemplares de carpa común, ya que el surgimiento de los AN posibilita la explotación de nuevos recursos para la especie, disminuyendo la competencia intra e inter-específica (lo que se traduce en un incremento en la condición de los peces). Por el contrario, la desaparición de los AN genera la situación inversa, recluyendo a los peces dentro de los CA e incrementando dicha competencia (lo que en última medida disminuye los valores de los índices de condición). La diferencia obtenida entre grupos de tallas, en particular para los AN, estaría asociada a la hidrología del ambiente, por el hecho de que los ejemplares más pequeños tendrían acceso más rápido y a lugares de menor profundidad que los individuos de mayor talla. Por otro lado, al considerar los análisis de K_N con respecto al sexo y al ambiente (Figura III.5), los mismos evidencian igual resultado para el ambiente e indican que las hembras exhiben una mejor condición que los machos para todos los biotopos. Sin embargo, al realizar el mismo análisis con $K_{N-(T-G)}$ (Figura III.6), se observan diferencias significativas por ambiente pero no con respecto al sexo, resultado que demuestra que la diferencia entre géneros aparece cuando se considera el W_T y no el W_{T-G} . Por último, en el caso de K_{N-EV} (Figura III.7) los análisis revelan que no existen diferencias entre sexo, ni por ambiente, lo que manifiesta que la diferencia entre la condición por ambiente,

obtenida en los análisis anteriores, estaría relacionada con efecto del peso visceral (tubo digestivo y glándulas anexas). Es relevante destacar los resultados de este último análisis, ya que no sólo refuerzan el supuesto de la elevada inversión hacia la reproducción, sino que también dan muestra de su plasticidad ecológica. Asimismo, si se considera sólo el peso somático, no existen diferencias en la condición de los ejemplares entre los períodos hídricos considerados. Cabe remarcar que los períodos de déficit hídrico serían altamente desfavorables para los peces, ya que en ese momento aumenta la competencia tanto intra como inter-específica por los recursos y por el espacio. El hecho de que la carpa común exhiba la fortaleza de soportar estos períodos de estiaje desfavorables dentro de los CA manteniendo sus niveles en la condición somática, sería una razón clave para entender el éxito de la especie en la zona.

El valor promedio obtenido de K_{NC} no presentó diferencias significativas con Colautti (1997), remarcando la versatilidad ecológica exhibida por la carpa ya que se trata de dos ambientes disímiles hidrológicamente. Este resultado se explica por el hecho de que la carpa es un organismo omnívoro con una estrategia generalista y con una notable plasticidad alimenticia que le permite adaptarse fácilmente a los recursos alimenticios presentes en el ambiente. En este sentido, los análisis dietarios realizados y su comparación con este trabajo se desarrollarán con más detalle en el capítulo VI. Por otro lado, al comparar con el área nativa se detecta que la población de carpas de la zona exhibe una condición menor, situación que puede relacionarse con la inestabilidad ambiental que condicionaría la existencia de una población promedio de ejemplares "flacos", dado que se comprobaron también importantes oscilaciones en este parámetro.

Los resultados de este capítulo indican que la condición de los ejemplares de carpa común de los Humedales de Ajó está gobernada por la estacionalidad y por la inestabilidad hídrica del ambiente. Sin lugar a dudas, la capacidad de la carpa común de explotar nuevos recursos durante la inundación o bien tolerar las condiciones adversas durante el período de estiaje, está jugando un rol determinante y ayuda a comprender el motivo del éxito de este organismo invasor en la zona de referencia.

CAPÍTULO IV.



-BIOLOGÍA REPRODUCTIVA

CAPÍTULO IV. Biología reproductiva.

IV.1. Introducción.

El conocimiento de la biología reproductiva es una parte fundamental de la ciencia pesquera, no sólo por ser esencial para comprender el ciclo de vida de los peces sino también para entender su dinámica poblacional (Hunter et al., 1992; Sivakumaran et al., 2003; Bone & Moore, 2008). Los estudios reproductivos de los teleósteos son comúnmente utilizados para el manejo apropiado de las poblaciones de peces nativos con importancia económica y también lo es en el caso de especies exóticas (Shields, 1957). Comprender los patrones reproductivos de las especies no nativas es un factor fundamental para desarrollar lineamientos de manejo enfocados al control de estos organismos. En el caso de la carpa común, no existe duda alguna que, en su éxito a nivel mundial como animal invasor, su estrategia reproductiva ha jugado un rol preponderante. Por lo tanto, la comprensión adecuada de este rasgo de su biología, en un ambiente invadido, puede proporcionar criterios para un eficaz control de la especie.

Existen diversos estudios sobre los aspectos reproductivos de la carpa que han sido llevados a cabo en diferentes partes del mundo (Swee & McCrimmon, 1966; Parameswaran et al., 1972; Crivelli, 1981; Pinilla et al., 1992; Sivakumaran et al., 2003; Stuart & Jones, 2002; Smith & Walker, 2004; Tempero et al., 2006; Shaheena et al., 2012). La mayoría de estos trabajos se han enfocado en el estudio del ciclo gonadal, edad de primera madurez, período de desove y fecundidad a través del análisis de los cambios que sufren las gónadas hasta alcanzar su maduración máxima a lo largo del tiempo. Esta metodología es una de las más adecuadas entre las diferentes técnicas para describir el ciclo reproductivo de los peces (Sivakumaran, 1991; Karlou-Riga & Economidis, 1996; 1997). Considerando los estudios realizados en sistemas naturales resulta evidente que algunos patrones reproductivos difieren entre ambientes, en particular en el momento, frecuencia y duración del desove, la fecundidad y la talla de primera madurez, los que varían en relación a las temperaturas locales y sus regímenes hidrológicos (Alikunhi, 1966). Estos aspectos de la biología

reproductiva de la carpa se reflejan en su elevada plasticidad reproductiva, siendo una de las razones que explican su éxito reproductivo a nivel global.

En el caso de nuestro país, a pesar de que es una especie ampliamente distribuida, la información acerca de los aspectos reproductivos es escasa, sólo cuenta con los aportes de Colautti (1997) para ambientes asociados a la Cuenca del Salado. Este autor señala que la especie posee una estación reproductiva anual y que el desove ocurre durante la primavera, exhibiendo un inicio, duración e intensidad variable que se ven influenciados por las fluctuaciones ambientales. Además, documentó que los ejemplares hembra de longitudes de 560 mm exhiben una fecundidad elevada (≈ 320000 ovocitos), alcanzando la talla de primera madurez a los 380 mm (edad 2+), mientras que en el caso de los machos la L_{50} a los 330 mm de L_T (edad 1+ a 2+).

En el presente capítulo se examinan diferentes aspectos reproductivos de la carpa dentro de los Humedales de Ajó con el fin conocer su ciclo de maduración, fecundidad y talla de primera madurez y su vínculo con las características del ambiente.

IV.2. Materiales y métodos.

IV.2.1-Determinación del ciclo gonadal.

Con el fin de caracterizar el ciclo reproductivo de la especie se realizó un seguimiento mensual de los cambios sufridos en las gónadas a lo largo del estudio. El análisis de las variaciones de las mismas se efectuó mediante diferentes procedimientos teniendo en cuenta tanto aspectos cuantitativos como cualitativos, a través del índice gonadosomático (IGS) y una escala de madurez macroscópica definida por Colautti (1997).

Índice gonadosomático (IGS).

Las gónadas de los individuos adultos durante su desarrollo sufren cambios, los cuales pueden ser evidenciados a través del seguimiento del índice gonadosomático (IGS) (Murphy & Willis, 1996). Este índice expresa el peso total de la gónada (W_G) como porcentaje del peso total del cuerpo (W_T), donde:

$$IGS = W_G / W_T * 100$$

Se graficaron los registros individuales de IGS por sexo y los valores promedio mensuales al mes en que se colectaron los ejemplares a lo largo del estudio. Se graficaron los promedios mensuales de IGS para cada sexo y las oscilaciones de los registros mensuales de K_N obtenidos previamente (Capítulo II), con el propósito de analizar la dinámica de la variación de la gónada en relación con la condición de los peces y comprender el costo energético que implica la reproducción para la especie. Se analizaron las fluctuaciones de los valores medios de los IGS de ambos sexos considerando el fotoperíodo (horas luz), la temperatura y la variación del nivel hidrométrico de los CA.

Escala de madurez macroscópica.

Para la caracterizar las variaciones morfológicas de las gónadas de los individuos maduros se utilizó una escala de madurez gonadal basada en Colautti (1997) para otros ambientes pampásicos, la que consiste en el diagnóstico macroscópico en relación al volumen de la cavidad

corporal ocupado por la gónada y a su aspecto, en el momento en que se efectúa la disección. La escala incluye 5 estadios para las hembras y 4 para los machos.

En la figura IV.1 se describen los estadios gonadales reconocidos para las hembras. Cabe destacar que los últimos dos estadios varían según las condiciones ambientales y pueden ser observados simultáneamente.

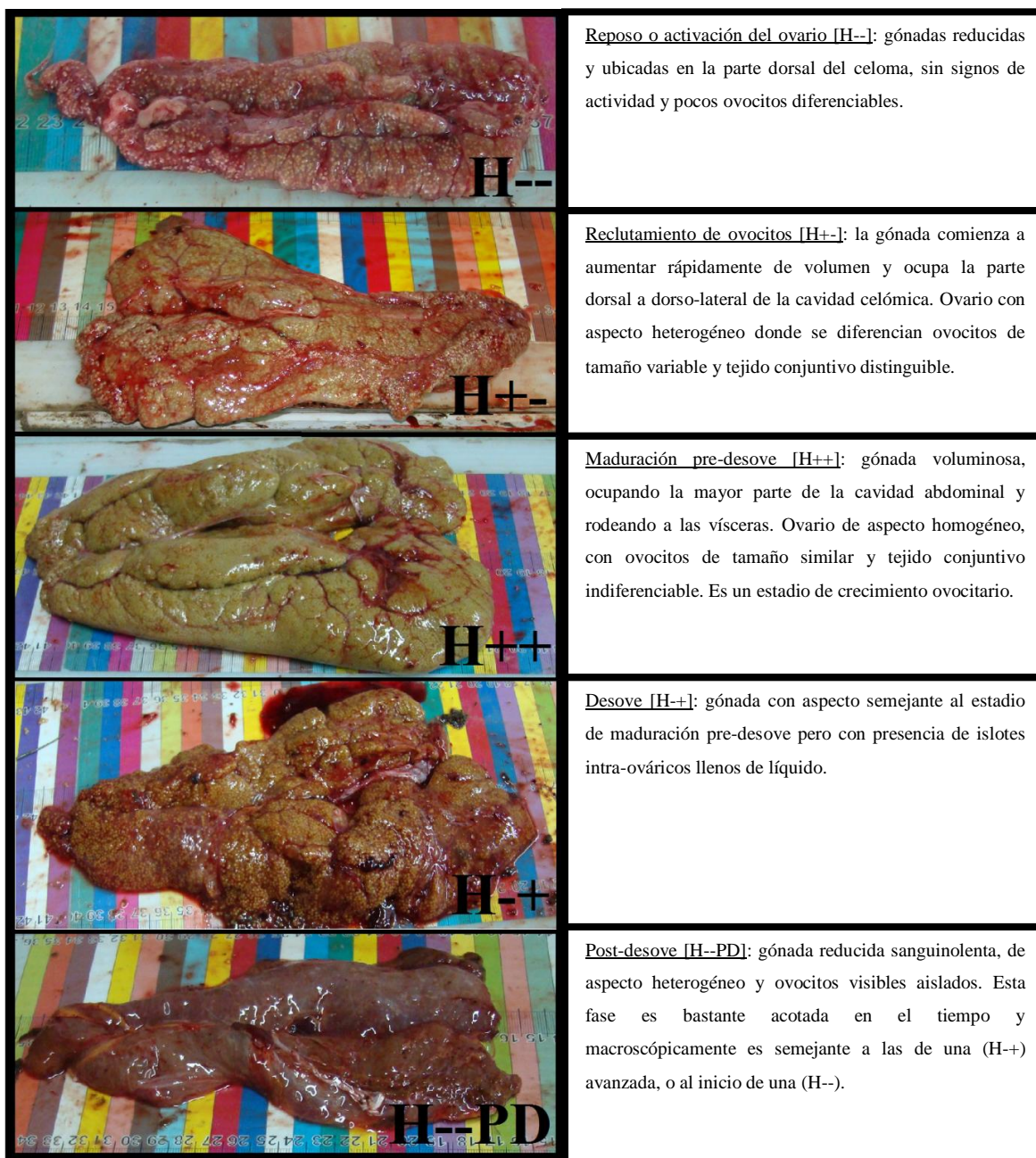


Figura IV.1. Descripción de los estadios de las gónadas de las hembras de carpa común (Colautti, 1997).

En la figura IV.2 se describen brevemente los estadios gonadales reconocidos para los machos. Es importante destacar que, generalmente, en M⁺ y M⁺ se reconocen los machos “fluyentes”.

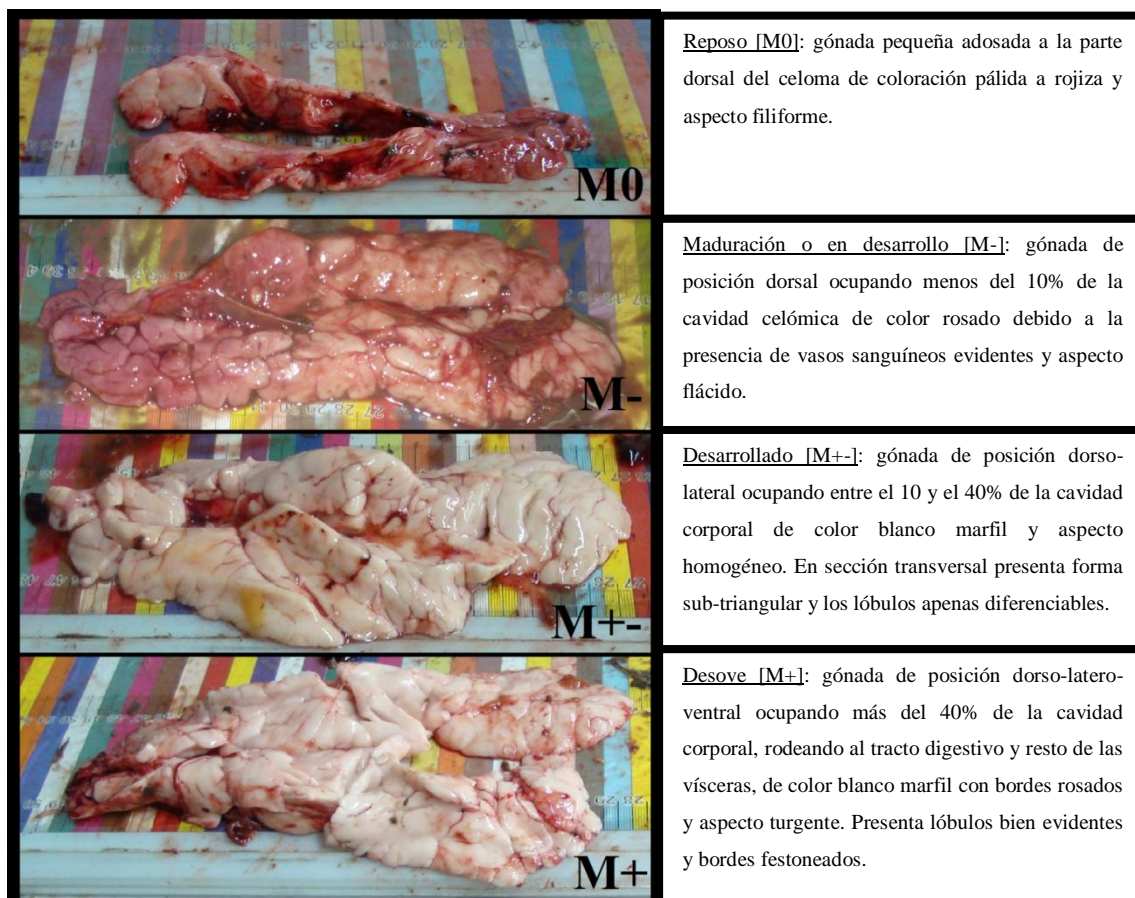


Figura IV.2. Descripción de los estadios de las gónadas de los machos de carpa común (Colautti, 1997).

Se graficó la distribución porcentual mensual de cada estadio macroscópico para hembras y machos a lo largo del período de estudio.

Histología.

Con el fin de realizar la caracterización histológica del ciclo reproductivo de la carpa de la zona se pre-seleccionaron 10 individuos por campaña (5 por sexo), escogiendo las gónadas más representativas de cada mes en base al IGS medio mensual y el estadio macroscópico más frecuente, de las que se eligieron dos gónadas (una por sexo) para practicarles las técnicas histológicas. Se extrajo una sección de la porción media de la gónada (corte en sentido transversal)

que se procesó según la técnica tradicional de inclusión en parafina. Una vez obtenidos los tacos, se efectuaron cortes de 2-3 μm de espesor con micrótopo de deslizamiento. A continuación se enumeran las técnicas realizadas a las muestras:

Hematoxilina - Eosina (Martoja & Martoja, 1970; AFIP, 1995).

Este es un método tradicional de coloración empleado para los análisis histológicos, el que permite examinar claramente diferentes estructuras tisulares y, por su buen contraste, proporciona imágenes citológicas convenientemente definidas, especialmente detalles nucleares. En este estudio se utilizó hematoxilina de Harris y eosina en solución acuosa. Como resultado de esta técnica las sustancias basófilas con afinidad a la hematoxilina (núcleos, nucléolos, del citoplasma ricas en ARN, entre otros) se colorearon de azul, mientras que las estructuras acidófilas con afinidad por la eosina (citoplasma de fibras de colágeno, entre otras) se tiñeron en diferentes tonalidades de rosa.

Tricrómica de Masson (Martoja & Martoja, 1970).

Los métodos tricrómicos son una variedad de coloración policrómica en las que se utilizan tres colorantes diferentes, que permiten la identificación selectiva de diferentes tejidos. Como resultado de la aplicación de esta técnica los núcleos se observaron de color azul y los citoplasmas rojos.

Ácido peryódico de Schiff (PAS) (Mc Manus, 1948; Hotchkiss, 1948).

La técnica histoquímica de PAS es simple, rápida y ampliamente utilizada para la detección de carbohidratos en los tejidos. Esta reacción se basa en la generación de grupos aldehídos libres, a través de la oxidación de los grupos 1:2 glicol o de sus derivados aminorados o alquilaminados, por medio del HIO_4 . Los aldehídos libres reaccionan con el H_2SO_4 -fucsina del reactivo de Schiff, formando un compuesto que adquiere color magenta. Este método da resultado positivo ante la presencia de glucógeno, mucinas y sialomucinas. Para evidenciar glucógeno y glicoproteínas con dióles vecinos oxidables, las muestras se trataron con ácido peryódico, se lavaron en agua corriente y tiñeron con reactivo de Schiff (parafucsina en ácido sulfuroso). Las muestras se incubaron en cámara húmeda en estufa a 36 °C, se prosiguió con la técnica de PAS (Pearse, 1985). En algunos

casos se utilizó hematoxilina como contraste nuclear. Como resultado de esta técnica las sustancias PAS positivas se observaron de color rosa fucsia.

Azul Alcian (AA) (Lev & Spicer, 1964; Martoja & Martoja, 1970; AFIP, 1995).

El fundamento de esta técnica se basa en las ligaduras electrostáticas que se establecen entre un colorante cargado positivamente (catiónico) con polisacáridos ácidos de los tejidos, que contienen repetidos grupos ácidos carboxilados o sulfatados en su constitución. Los grupos fosfatos de los ácidos nucleicos no se unen al azul alcian (AA). Los cortes fueron desparafinados e hidratados como en los casos anteriores, y luego los cortes se colocaron en un borrel que contenía la solución de AA durante 30 minutos, el pH de la solución varió de acuerdo a la glicoproteína que se deseaba encontrar.

Técnicas combinadas AA/PAS (Mowry, 1963).

Se puede diferenciar fácilmente la presencia de glicoconjugados ácidos y neutros en un mismo preparado. Para ello se realiza una primera tinción con el AA al pH elegido seguida de la técnica de PAS. El uso en primer lugar del AA permite colorear los glicoconjugados y glicosaminoglicanos ácidos. Los glicoconjugados ácidos que puedan reaccionar con el PAS aparentemente son bloqueados por el AA. Por lo tanto, el PAS utilizado posteriormente solo reaccionará con los glicoconjugados neutros.

El análisis histo-morfológico se realizó de acuerdo a la metodología establecida para esta especie por Smith & Walker (2004), que fue diferente de acuerdo al sexo.

En el caso de los ovarios, mediante la observación de los cortes preparados con las técnicas histológicas e histoquímicas utilizadas, se intentó reconocer diferentes fases de maduración gonadal, en base a la distribución de los ovocitos y a las características de los folículos vitelogénicos (presencia/ausencia de células foliculares y ovocitos). Para realizar este análisis se dividió cada corte histológico en cuadrículas, observándose en el microscopio y efectuando un conteo de los ovocitos presentes en cada cuadrícula según su estadio ovocitario (I-VIII) (Arocha,

2002; Burgos Aceves, 2003; Smith & Walker, 2004). Luego, se calculó el promedio total obteniendo la abundancia relativa de cada estadio ovocitario para cada ovario a lo largo del año.

En el caso de los testículos, la clasificación de los diferentes estadios gonadales se realizó en base a la presencia/ausencia y abundancia relativa de espermatogonias, espermatocitos, espermatidas y espermatozoides dentro de los túbulos seminíferos. Además, se tuvo en cuenta la cantidad relativa de tejido intersticial y el tamaño de dichos túbulos o lóbulos dentro de la matriz testicular.

IV.2.2-Fecundidad.

Para efectuar las estimaciones de fecundidad se eligieron los ovarios que presentaron valores de IGS \geq a 14 y que se encontraban en estado avanzado previo al desove según la escala macroscópica ya descripta (H++). Las estimaciones se realizaron a partir de métodos volumétricos, utilizadas con éxito para la especie en ambientes pampeanos (Colautti, 1997). Este método húmedo consistió en someter a los ovarios a un proceso de homogenización, que consistió en separar los ovocitos del estroma ovárico mediante el licuado de la gónada con una procesadora doméstica de cuchillas romas (Figura IV.3). Posteriormente, el pool resultante (fibras ováricas y ovocitos) se filtró a través de un tamiz que retiene los restos de tejido, obteniéndose como resultado una mezcla de óvulos maduros, inmaduros, células y restos menores del estroma. Luego, los ovocitos maduros, de mayor tamaño, se separaron por decantación y se obtuvo el volumen total de ovocitos maduros contenidos en cada ovario (Vol Ovm_T) (Figura IV.3). Al pool de óvulos homogeneizados se les extrajo una sub-muestra de 1 ml (por cuadruplicado), calculándose el número de ovocitos maduros promedio por unidad de volumen (N° Ovm_{SUB}). Es importante destacar que sólo se consideraron para las estimaciones de fecundidad los valores del coeficiente de variación (CV) menores a 10% entre sub-muestras de 1 ml. El siguiente paso consistió en estimar la fecundidad anual o absoluta (F_A) mediante la extrapolación del número de ovocitos presentes en 1 ml al volumen total de ovocitos (Vol Ovm_T) previamente obtenido:

$$F_A = N^{\circ} \text{Ovm}_{\text{SUB}} * \text{Vol Ov}_T$$

Con los resultados conseguidos se graficó la F_A obtenida para cada individuo con respecto de la talla (L_T) y del peso total (W_T). Luego se ajustaron diversos modelos tanto lineales como potenciales con el propósito de encontrar relación que presente el mejor ajuste a los datos a través de la utilización del coeficiente de correlación de Pearson (r). Cabe mencionar que para realizar estos análisis se consideraron los datos de las dos temporadas de desove que contempló el estudio (2009 y 2010). Después, a partir de la F_A se calculó la fecundidad relativa (F_R), en relación al peso total (W_T) y al peso gonadal (W_G) de cada individuo:

$$F_R (W_T) = F_A / W_T$$

$$F_R (W_G) = F_A / W_G$$

Estos cálculos se efectuaron para cada temporada de desove por separado y luego se compararon sus resultados para detectar si hubo diferencia entre la fecundidad de los ciclos anuales considerados.



Figura IV.3. Imágenes del procedimiento de homogenización de los ovarios maduros.

IV.2.3-Talla de primera madurez.

Con el fin de establecer la dinámica desde la etapa de inmadurez hasta la fase de madurez sexual en función de la L_T , los ejemplares fueron clasificados como juveniles (0) o adultos (1). A los porcentajes de cada estadio por talla se les ajustó un modelo logístico a través del método de mínimos cuadrados utilizando el complemento Solver del programa Microsoft Office Excel 2007. El grado de ajuste de la función obtenida se evaluó a través del coeficiente de determinación (r^2) entre la proporción de carpa maduras ($C_M\%$) y los valores estimados por el modelo. A continuación se indica la ecuación del modelo:

$$C_M\% = 1 / (1 + e^{-(a+b * L_T)})$$

donde $C_M\%$ es la proporción de carpas maduras (H o M) y L_T la talla en mm. La talla de primera madurez (L_{50}) se refiere a la L_T a la cual el 50 % de los individuos de una población son maduros sexualmente y se calculó como $-a/b$ (Mollet et al., 2000).

IV.2.4-Proporciones de sexos.

Se calculó mediante el cociente entre el número de hembras y machos obtenidos en cada campaña promediando luego el total de los 24 muestreos mensuales.

IV.3. Resultados.

Se procesaron 1531 ejemplares del total de carpas capturadas a lo largo del estudio. En el caso de la determinación del ciclo gonadal (IGS, fecundidad e histología) se utilizaron 908 ejemplares adultos, representados por 599 hembras y 309 machos, correspondientes al grupo de tallas grandes (> 350 mm) descripto anteriormente (Capítulo II y III). Por otro lado, para calcular la talla de primera madurez se tuvieron en cuenta tanto los juveniles como los adultos, correspondientes a ambos grupos de tallas.

IV.3.1-Determinación del ciclo gonadal.

Índice gonadosomático (IGS).

En la figura IV.4, se observan los valores de IGS de las hembras, puede verse un ciclo reproductivo anual, caracterizado por un amplio rango de variación mensual, con valores medios máximos en primavera y el verano, dependiendo el año. Además se observó que durante los dos años que abarcó el estudio el patrón de la variación de los registros de IGS fue diferente en cada año. Durante el 2009 se detectó un claro patrón estacional, donde los valores medios fueron incrementándose desde abril hasta alcanzar su valor máximo en septiembre, disminuyendo en los meses posteriores hasta finalizar el año. En cambio en el 2010 se registró una situación diferente, ya que los valores medios mensuales de IGS fueron mayores y el patrón de la variación de los IGS no fue el mismo que en el 2009. Precisamente, en este período se evidenciaron dos picos máximos en los valores medio de IGS, el primero ocurrido en agosto y el segundo en diciembre, siendo el último el de mayor magnitud.

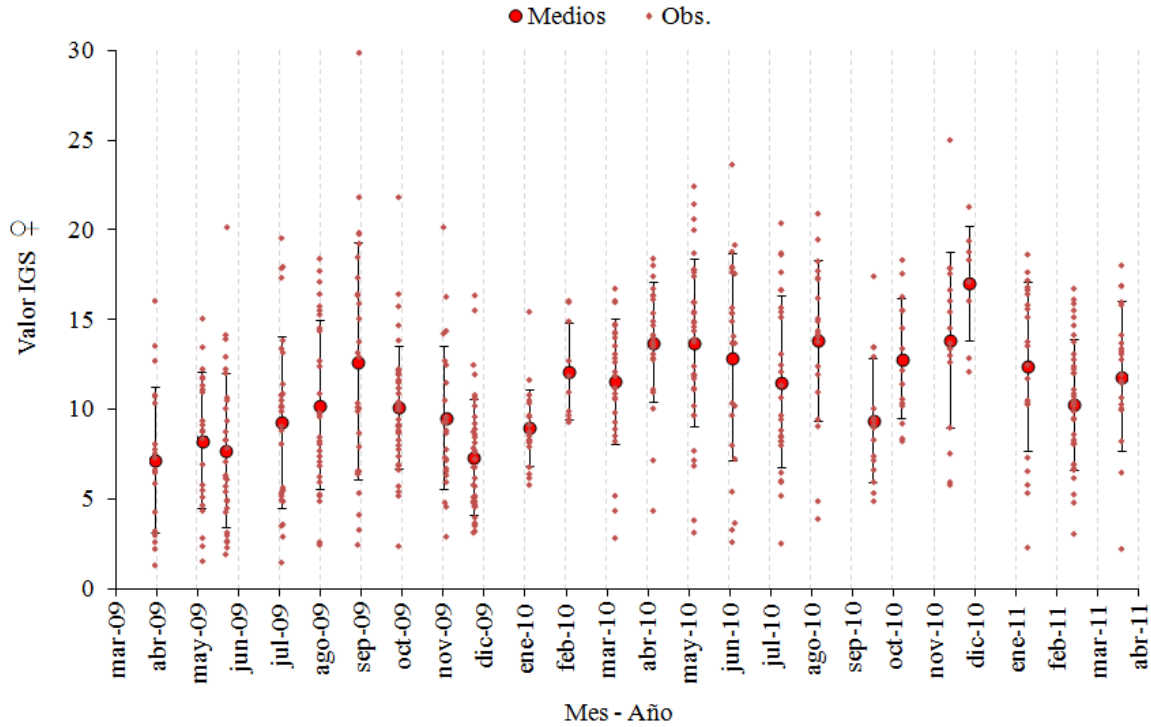
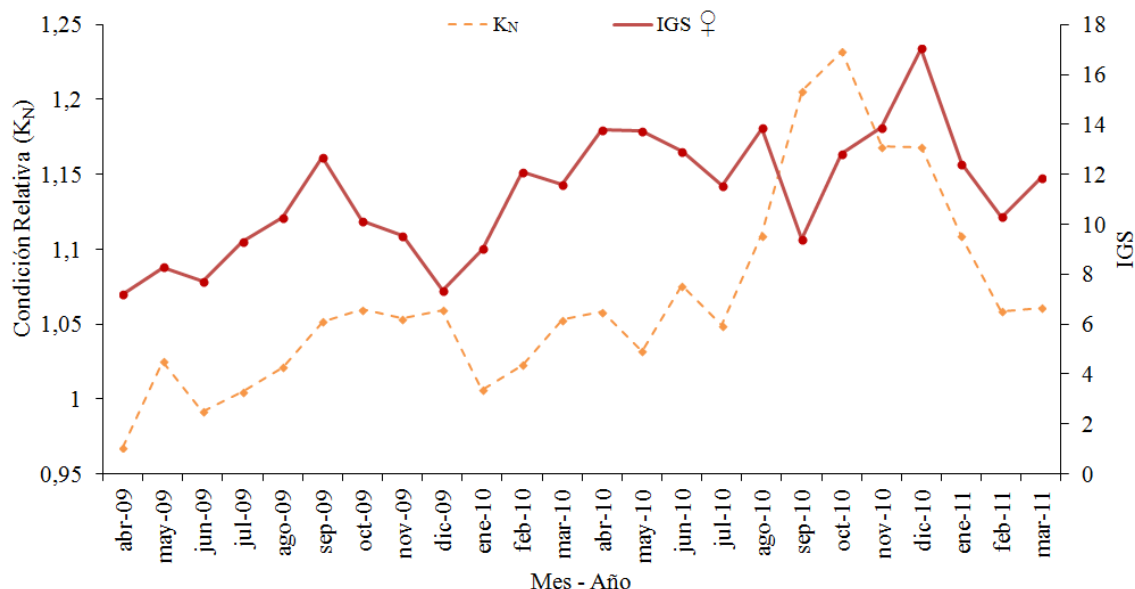


Figura IV.4. Variación del IGS de las hembras durante el estudio. Presentando los registros observados, con los valores medios y los desvíos estándar.

Al graficar estos valores medios de IGS con respecto a los registros promedio de K_N (Figura IV.5), se detectó que el pico más elevado de valores de IGS estuvo precedido por una condición relativa elevada y, posteriormente, los valores de ambos índices disminuyeron. Este patrón de fluctuación fue diferente en cada ciclo anual, ya que en 2009 ocurrió en septiembre, mientras que en el 2010 se registró en diciembre y con mayor claridad. A mediados del verano se registraron en ambos ciclos anuales los valores mínimos.



Figuras IV.5. Fluctuación de los registros mensuales de IGS de las hembras y valores mensuales de la condición relativa (K_N).

Los machos (Figura IV.6) también presentaron un ciclo reproductivo anual con un amplio rango de variación mensual, alcanzando los picos medios mensuales durante el invierno y la primavera, dependiendo el año. Se registraron diferencias en la variación de los IGS entre los dos años de muestreo, más marcadas que las registradas para las hembras. En el 2009, se observó una periodicidad estacional caracterizada, desde abril, por los registros medios de IGS que se incrementaron mensualmente hasta alcanzar el pico en agosto, disminuyendo en los meses posteriores hasta finalizar el año. Por otra parte, durante el 2010 se registraron valores medios mensuales de IGS mayores que para el año previo, con dos picos máximos, uno de mayor magnitud el período entre abril-junio y otro menor en febrero.

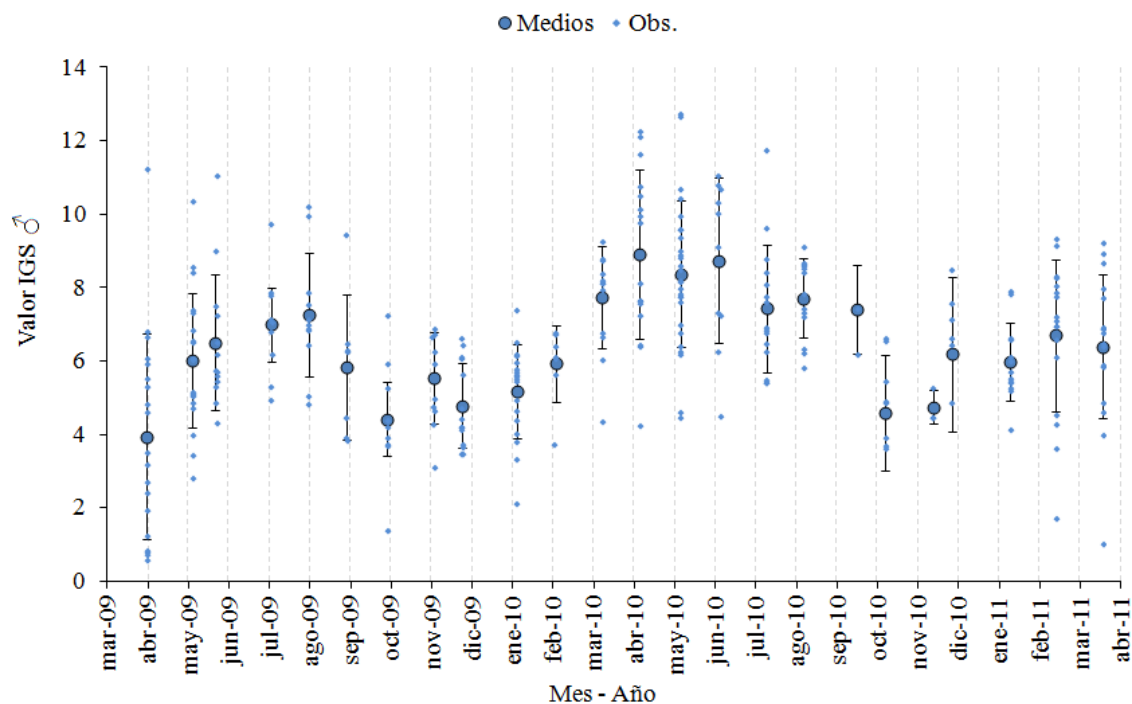


Figura IV.6. Variación del IGS de los machos durante el estudio. Presentando los registros observados, los valores medios y sus respectivos desvíos estándar.

Al graficar estos valores promedio de IGS con respecto a los registros promedio de K_N se detectaron marcadas diferencias entre los dos ciclos anuales (Figura IV.7). Durante el 2009 se registró un patrón semejante al de las hembras, ya que el pico de máximo de valores de IGS estuvo precedido por una condición relativa elevada en agosto y, posteriormente, los valores mensuales de ambos índices disminuyeron desde noviembre. En el 2010 se detectó un patrón anual más errático, caracterizado por que el pico máximo promedio de IGS se produjo en abril, mientras que el máximo de K_N ocurrió en octubre y a partir de noviembre se registró el descenso de los valores.

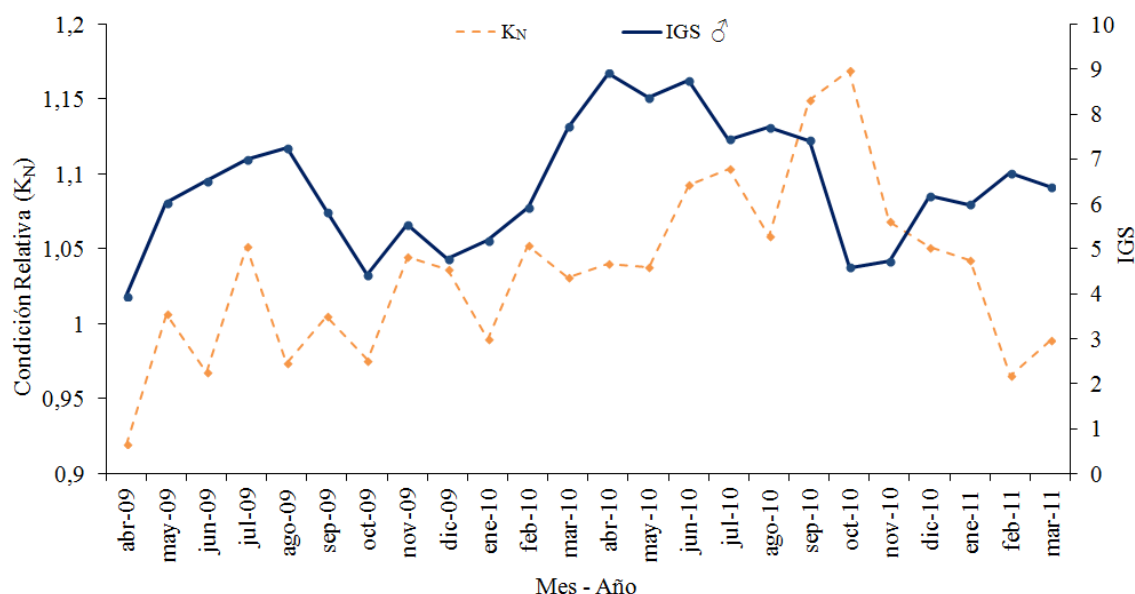


Figura IV.7. Fluctuación de los registros mensuales de IGS de los machos y los valores mensuales de la condición relativa (K_N).

Se comprobó que la fluctuación del fotoperíodo y la temperatura influyeron sobre la dinámica de los IGS medios en ambos sexos (Figura IV.8), y que el nivel hidrométrico parece haber condicionado el momento y duración de los desoves. En este sentido, durante el 2009 cuando el fotoperíodo alcanzó las 10 hs y con temperaturas cercanas los 10 °C, los IGS obtenidos fueron bajos; con el correr del año durante el invierno hasta inicios de primavera ocurrió un incremento en sincronía del fotoperíodo, la temperatura y el nivel hídrico del ambiente, alcanzando para las dos primeras variables las 12 hs y los 16 °C; en este momento se advirtió que los registros de los IGS de ambos sexos llegaron al máximo para dicho año. A inicios de la primavera se observó una caída importante de los IGS, relacionado con el evento de desove. Se detectaron IGS mínimos a mediados del verano, el fotoperíodo se extendió a 14 hs y la temperatura se incrementó hasta los 29 °C y se produjo un decrecimiento del nivel hídrico. En otoño de 2010 al reducirse el fotoperíodo (12 hs), descender la temperatura (20 °C), e incremento el nivel de agua, se observó un nuevo aumento de los valores de IGS en ambos sexos, que indican el inicio de la maduración de las gónadas. Al comenzar el invierno, se observó que los valores de IGS de ambos sexos se mantuvieron

relativamente estables, cuando el fotoperíodo (10 hs) y la temperatura (10 °C) disminuyeron. Al inicio de la primavera se incrementaron las horas luz (12 hs) y la temperatura (14 °C) junto con los niveles hídricos, se registró una disminución de los IGS que estarían definiendo un desove. Sin embargo, a diferencia de lo registrado en 2009, se detectó en primavera, un nuevo incremento de los IGS, que un máximo a inicios del verano con un (14 hs y 24 °C), que decayó entre los meses de enero y febrero. Es interesante destacar que este patrón, con dos picos de IGS de 2010, se detectó para ambos sexos, pero fue más marcada en el caso de las hembras (Figuras IV.4-7).

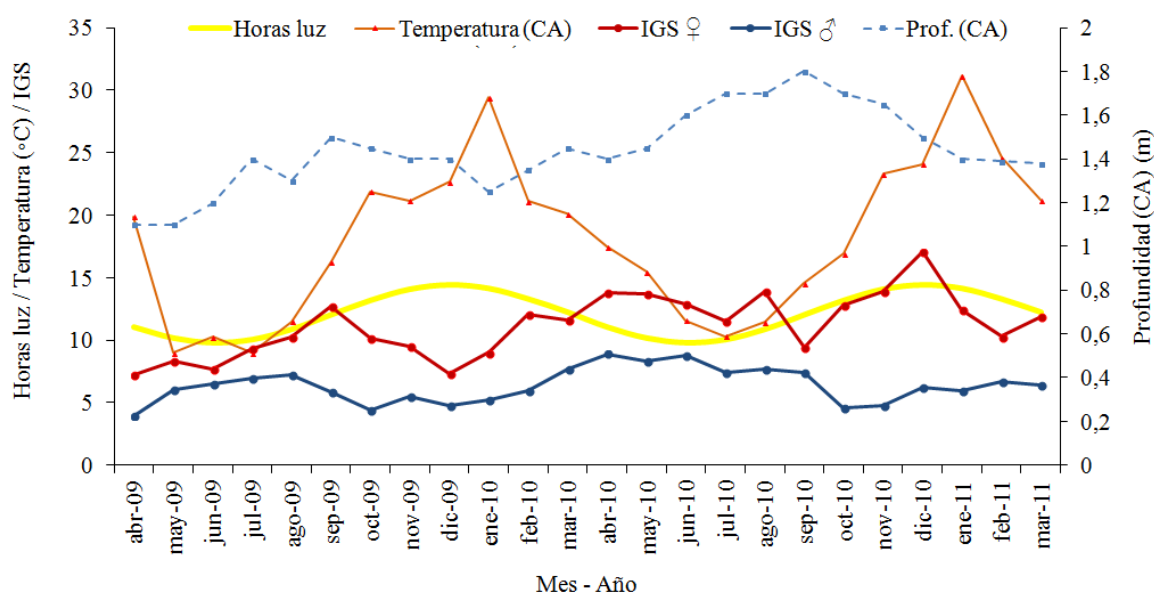
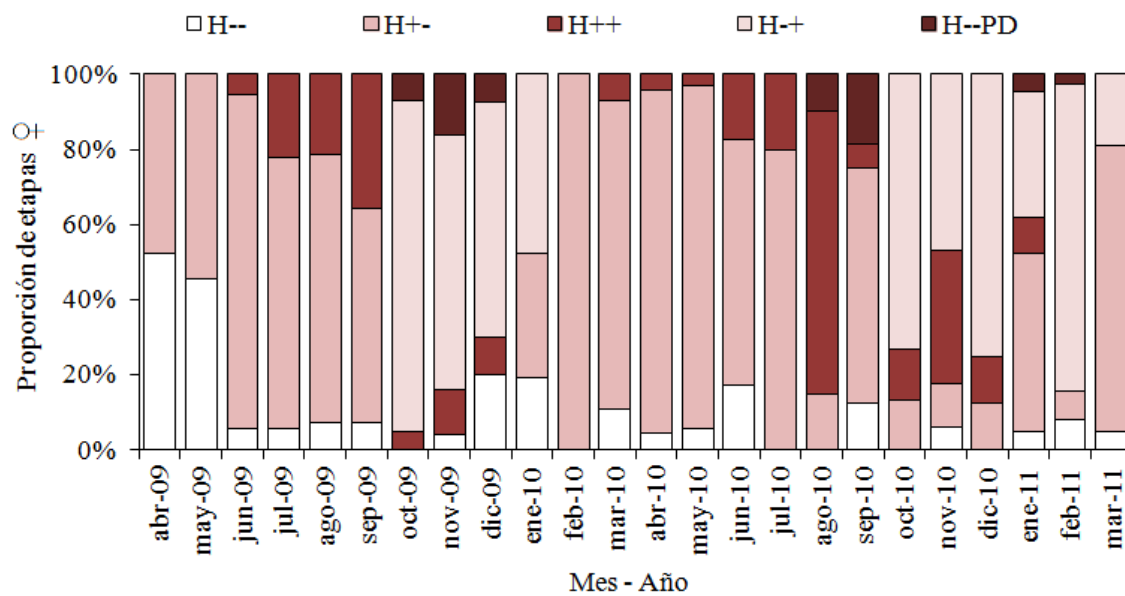


Figura IV.8. Fluctuación de los registros mensuales de IGS de ambos sexos, la variación del fotoperíodo, de la temperatura y el nivel hídrico.

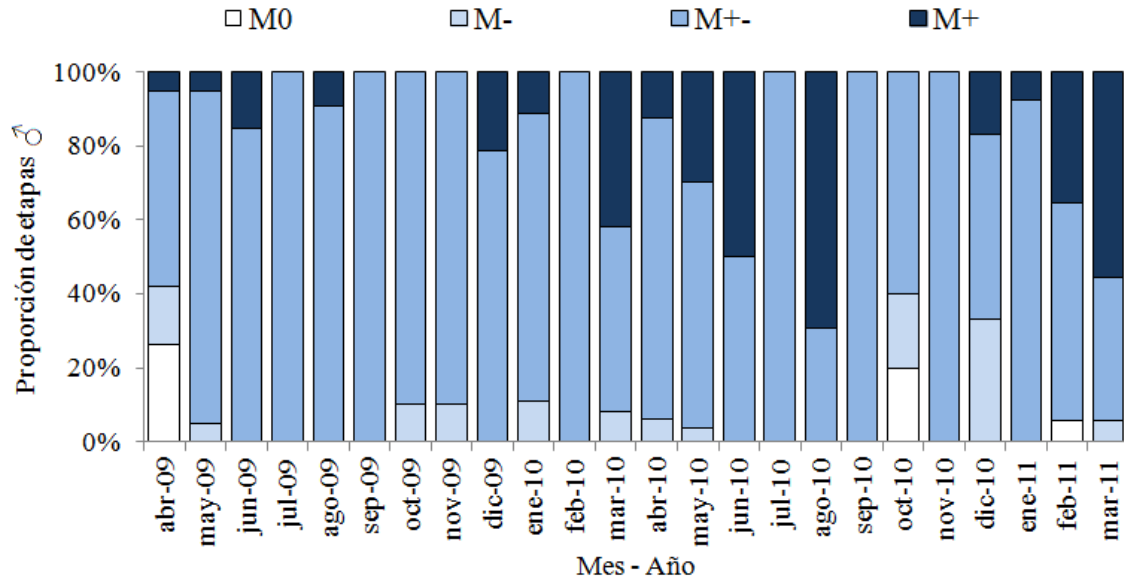
Escala de madurez macroscópica.

En el caso de las hembras (Figuras IV.9), al igual que lo observado en las variaciones de los IGS, se advierte que la especie presentó un ciclo reproductivo anual y que, dependiendo la variación entre los dos años de muestreo (2009-2010), el desove se inicia al comenzar la primavera prolongándose hasta mediados del verano.



Figuras IV.9. Distribución porcentual mensual de los estadios macroscópicos de los ovarios. H-- reposo de ovario; H+- reclutamiento de ovocitos; H++ maduración pre-desove; H+ temporada de desove; H--PD post-desove.

En cuanto a los machos (Figuras IV.10), el análisis macroscópico evidenció que presentaron los testículos con estado avanzado de maduración prácticamente a lo largo de todo el año (estadio M+-), pudiendo alcanzar durante ciertos meses picos de maduración, mientras que la distribución porcentual del estadio M+ no presentó un patrón claro.



Figuras IV.10. Distribución porcentual mensual de los estadios macroscópicos de los testículos. M0 reposo; M- maduración o en desarrollo; M+- desarrollado; M+ temporada de desove.

Histología.

Los resultados alcanzados de la observación de los cortes histológicos en el caso de las hembras, permitió identificar siete estadios ovocitarios (I-VII) (Figura IV.11):

-Ovocito peri-nuclear (estadios I y II): presentan forma de esfera irregular con un núcleo o vesícula germinal de gran tamaño conteniendo varios nucléolos dispuestos periféricamente, que presentan una fuerte afinidad con la hematoxilina. El citoplasma es densamente basófilo y granular, mientras que el núcleo es débilmente eosinófilo. Los ovocitos están rodeados internamente por una capa delgada de granulosa y externamente por células de la teca.

-Ovocito pre-vitelogénico o de alvéolo cortical (estadio III): se caracterizan por la aparición de vacuolas en el citoplasma, que se disponen en la periferia del citoplasma de los ovocitos, aunque eventualmente estas vacuolas se fusionarán con otras y ocupan todo el citoplasma. El núcleo es de mayor tamaño que en el estadio previo y se vuelve cada vez más eosinófilo. La membrana nuclear se hace cada vez más irregular. En la parte más externa, entre el ovocito y el folículo se forma la zona radiada (eosinófila).

-Ovocitos vitelogénicos (estadio IV): en las fases iniciales se caracterizan por que, en la parte más cercana al núcleo e internamente a las vacuolas, aparece una zona granular formada por glóbulos proteicos fuertemente eosinófilos (inicio de la vitelogénesis), abarcando un tercio del citoplasma. La membrana nuclear comienza a plegarse lo que produce que el núcleo presente forma irregular, además la zona radiada presenta mayor espesor y estriaciones. En el caso de los ovocitos avanzados, la porción de la zona granular crece debido a la fusión de los glóbulos proteicos, crecimiento que se produce en forma centrífuga cubriendo cerca de los dos tercios el citoplasma del ovocito, mientras que en el caso de la porción vacuolar queda restringida a la zona periférica. El núcleo queda en la porción central e incrementa su tamaño y presentan una forma aún más irregular que en el estadio IV inicial.

-Ovocitos maduros (estadios V y VI): el del estadio V, se caracteriza porque más de dos tercios del citoplasma se encuentra cubierto por la zona granular y el núcleo se ubica en una posición central, alcanzando el tamaño máximo. Otro rasgo de este estadio es que la zona radiada es aún más gruesa y además, presenta un bandeo radial distintivo. El estadio VI, se define por ser el estadio en donde se inicia la ovulación y se lo define como el ovocito de “núcleo migrante”, caracterizado por presentar el núcleo ubicado en el polo animal en uno de los márgenes del citoplasma, debido a la migración periférica del mismo.

-Ovocito de reabsorción o post-ovulación (estadio VII): se caracterizan porque el lumen está totalmente ocupado por la zona granular y, principalmente, por la ausencia de un núcleo. Cabe destacar que este estadio es variable de acuerdo al grado de reabsorción en que se encuentre el ovocito.

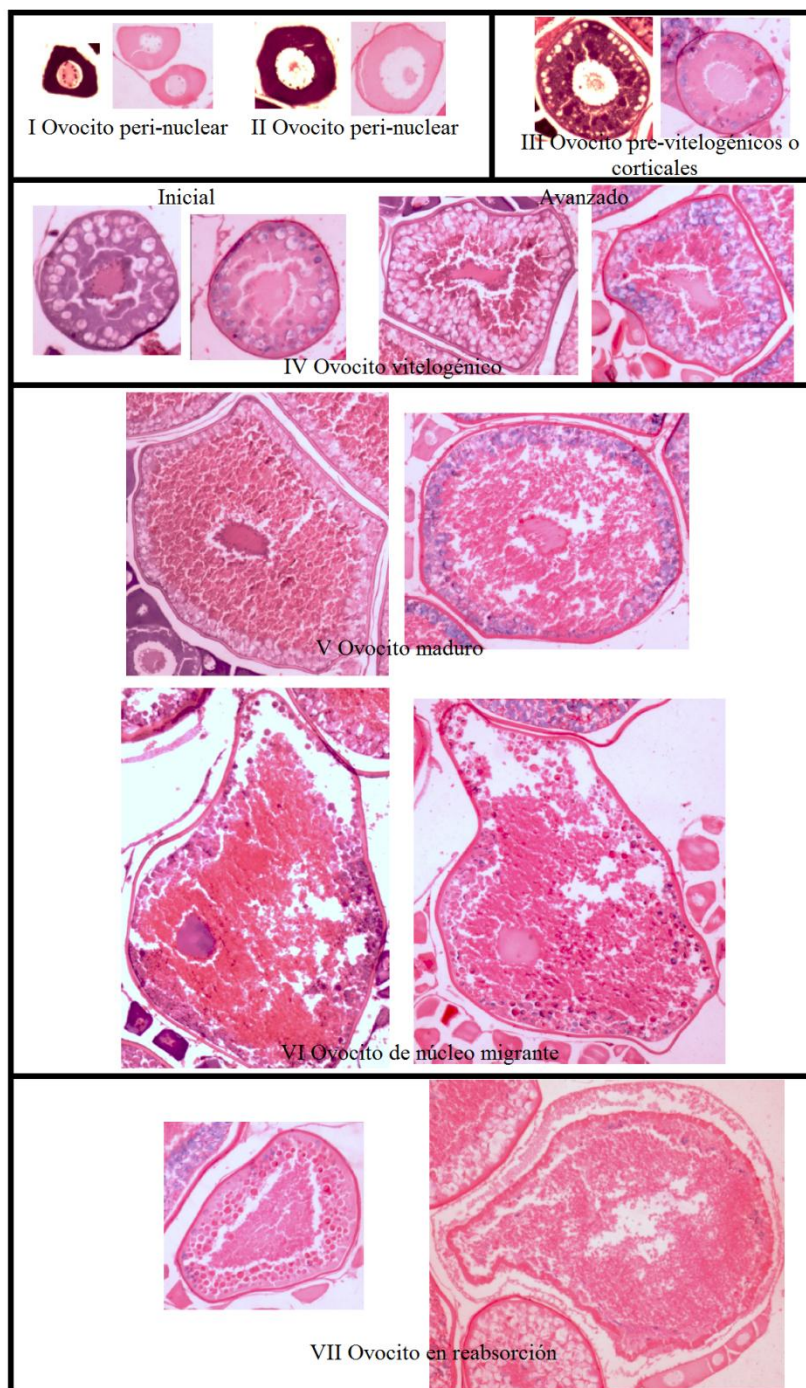


Figura IV.11. Cortes histológicos de los estadios ovocitarios (I-VII) (objetivo 4X).

Al analizar las abundancias relativas de los estadios ovocitarios a lo largo del muestreo (Figura IV.12), se determinó que la especie presentó un ciclo gonadal de tipo asincrónico, ya que en un mismo ovario se pudieron reconocer ovocitos en diferentes estadios de desarrollo. Cabe remarcar que las abundancias relativas del estadio I presentaron proporciones dominantes a lo largo de todos

los meses ($\approx 80\%$); en función de analizar las abundancias del resto de los estadios ovocitarios las mismas no se graficaron en la figura IV.12. El gráfico muestra que la especie presentó un ciclo reproductivo anual y que el desove ocurre, principalmente, desde fines de invierno hasta principios del verano, evidenciado por los picos de ovocitos V+VI durante el 2009 y 2010. Sin embargo cabe señalar que, al igual que lo observado en la variación del IGS, se obtuvieron resultados disímiles entre los dos años de estudio y con cierta concordancia entre los valores máximos de IGS y las abundancias máximas de ovocitos maduros (V+VI). En el caso del 2009 la mayor proporción de ovocitos maduros (V+VI) se registró durante octubre, mientras que para el 2010 se observaron dos máximos, en mayo y en diciembre. El mayor porcentaje de ovocitos en reabsorción fue registrado entre mediados o finales del verano.

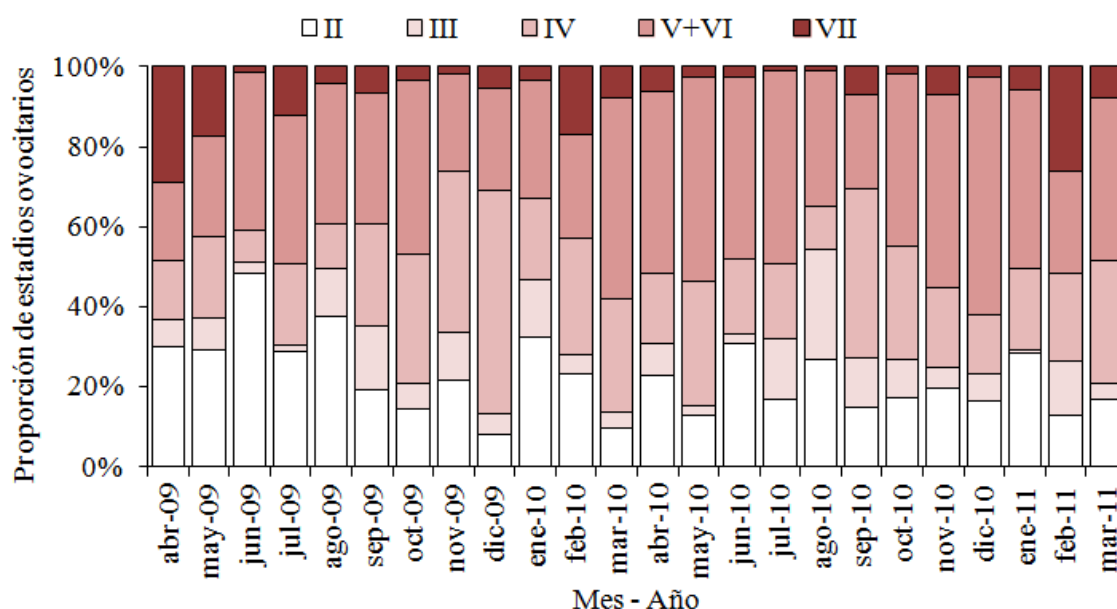


Figura IV.12. Abundancias relativas de los estadios ovocitarios a lo largo de los meses de estudio. II ovocito peri-nuclear; III ovocito pre-vitelogénico; IV ovocito vitelogénico; V ovocito maduro; VI ovocito de núcleo migrante; VII ovocito en reabsorción.

En base a los resultados obtenidos, se reconocieron 5 estadios de desarrollo ovárico (Figura IV.13).

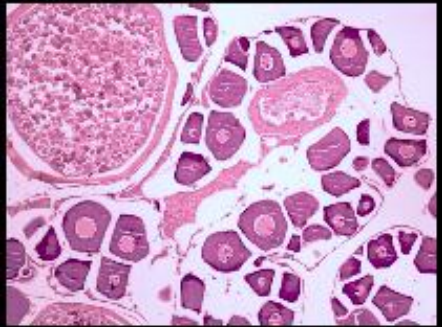
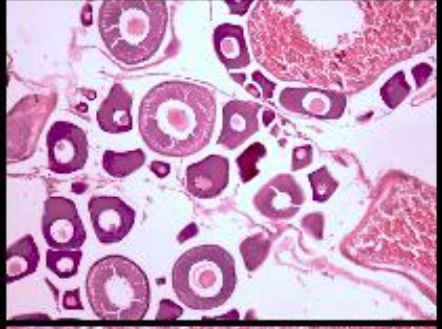
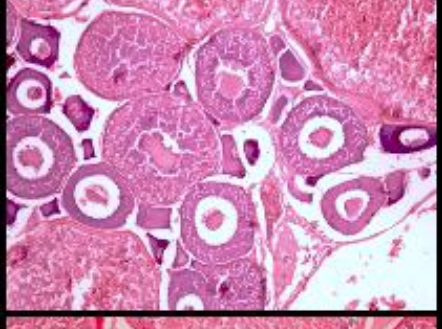
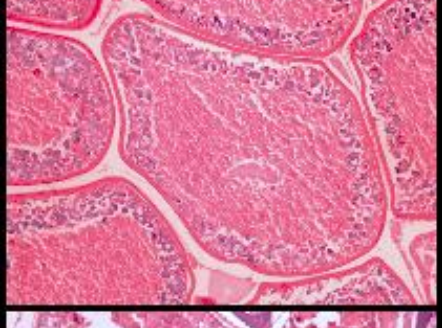
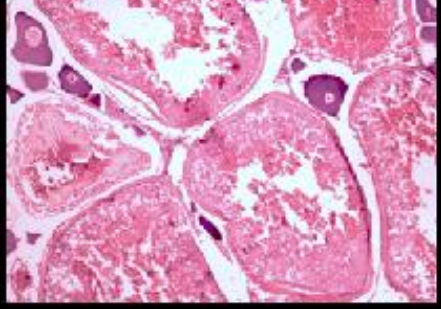
	<p>1-<u>Estadio inmaduro</u>: caracterizado por la presencia de ovocitos estrechamente empaquetados y de pequeño tamaño dentro de la matriz del ovario, predominando los ovocitos en el estadio peri-núcleo (estadios I y II) (objetivo 4X).</p>
	<p>2-<u>Estadio de inicio maduración</u>: reconocido por que dentro del ovario dominan los ovocitos peri-nucleares II y en estadio pre-vitelogénico o de alvéolo cortical (estadio III) (objetivo 4X).</p>
	<p>3-<u>Estadio de maduración</u>: distinguido por que la matriz del ovario caracterizada por la presencia de ovocitos vitelogénicos iniciales y avanzados (estadio IV) (objetivo 4X).</p>
	<p>4-<u>Estadio maduro</u>: caracterizado por que el estroma ovárico está dominado por ovocitos maduros (estadios V y VI) (objetivo 4X).</p>
	<p>5-<u>Estadio de reabsorción</u>: la matriz del ovario está dominada por ovocitos en fase de reabsorción o post-ovulación (PO) (estadio VII) (objetivo 4X).</p>

Figura IV.13. Cortes histológicos de los estadios ováricos reconocidos.

En el caso de los machos, el análisis histológico permitió reconocer diferentes tamaños de lóbulos testiculares; la presencia y/o ausencia de espermatogonias, espermatocitos, espermátidas y espermatozoides. A partir de estas observaciones se reconocieron 3 fases testiculares (Figura IV.14).

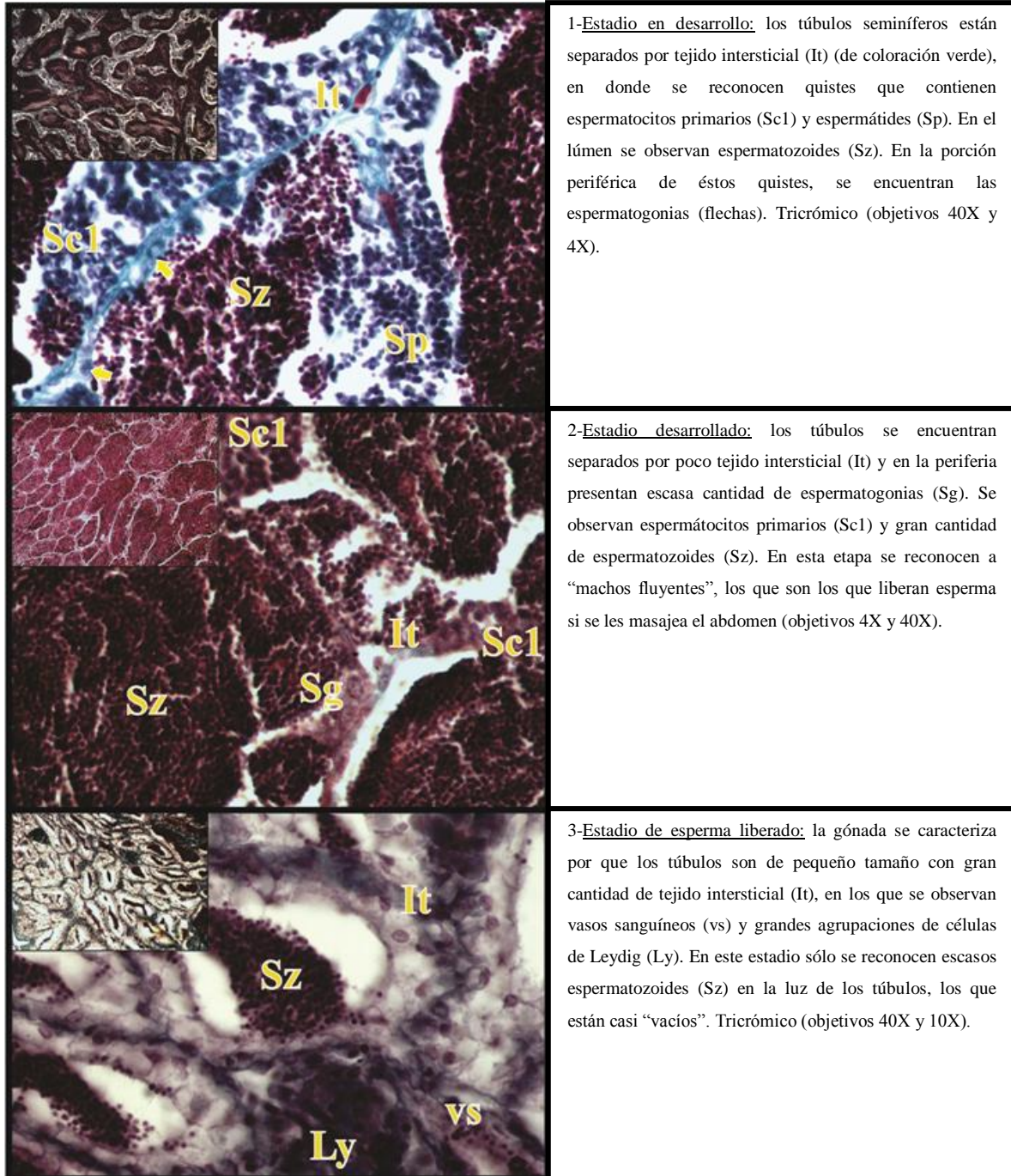


Figura IV.14. Cortes histológicos de las fases testiculares reconocidas.

IV.3.2-Fecundidad.

Se procesaron 34 ejemplares en de las dos temporadas de desove estudiadas (2009 N = 20 y 2010 N = 14) donde la L_T de los ejemplares osciló entre 419-650 mm y el W_T entre 1180-4020 g. Se observó una correlación significativa y positiva entre la fecundidad con la talla y el peso corporal ($P < 0,05$), en ambos casos el modelo que mejor se ajustó a los datos fue uno de tipo potencial cuya ecuación y grado de ajuste se indican en la figura (Figura IV.15.a-b).

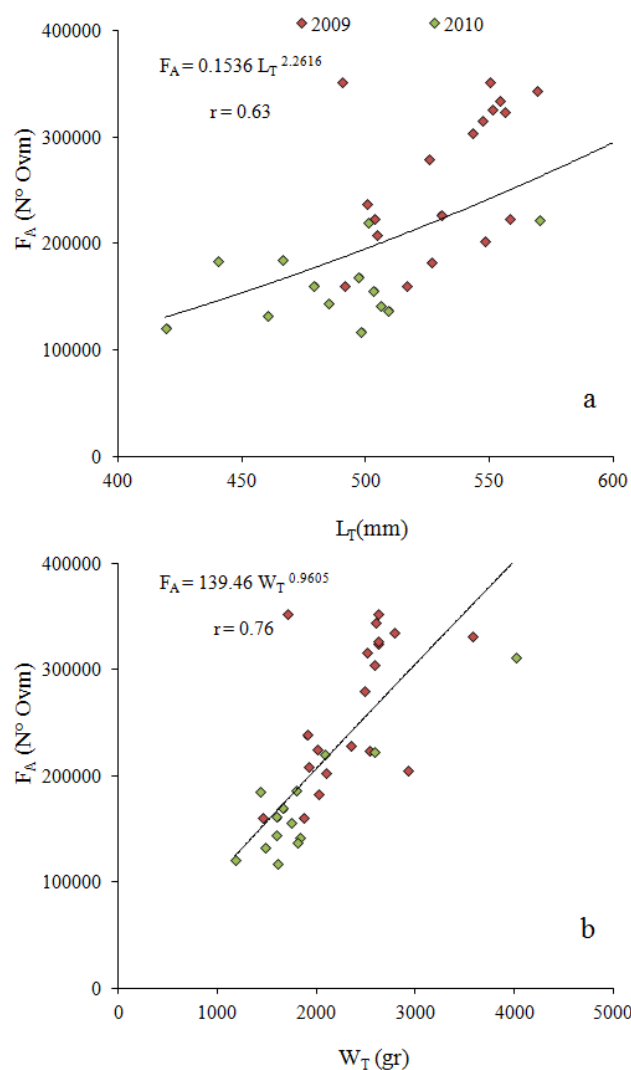


Figura IV.15. Datos de fecundidad calculados y modelos no lineales ajustados: a- relación entre la fecundidad (F_A) y la talla (L_T); b- relación entre la fecundidad (F_A) y el peso total (W_T). Rombos rojos representan ejemplares de la temporada 2009 y los rombos verdes de la temporada 2010.

El promedio total de la fecundidad alcanzó los 226921 (± 76512 DS) N° Ovm, con un rango entre 118100-352440. Por otro lado, al comparar entre sí las temporadas de desove los cálculos de la fecundidad relativa (peso total y gonadal), indicaron que la primera fue más alta que la del año siguiente. Este resultado se vio reflejado en que la $F_R (W_T)$ alcanzó los 114 (± 28 DS) contra 93 (± 15 DS) N° Ovm por gramo de peso total, mientras que, al considerar la $F_R (W_G)$ se obtuvo 609 (± 51 DS) con respecto a 593 (± 55 DS) N° Ovm por gramo de peso gonadal, para la temporada 2009 y 2010 respectivamente.

IV.3.3-Talla de primera madurez.

Se calcularon las curvas de maduración para los ejemplares colectados y se grafican en las figuras IV.16 y 17, respectivamente. En las figuras se presentaron los datos registrados, la curva del modelo logístico, la ecuación, y el grado de ajuste del mismo a los datos observados, además se señala que, la L_{50} en el caso de las hembras es 344 mm, mientras que en los machos es 306 mm.

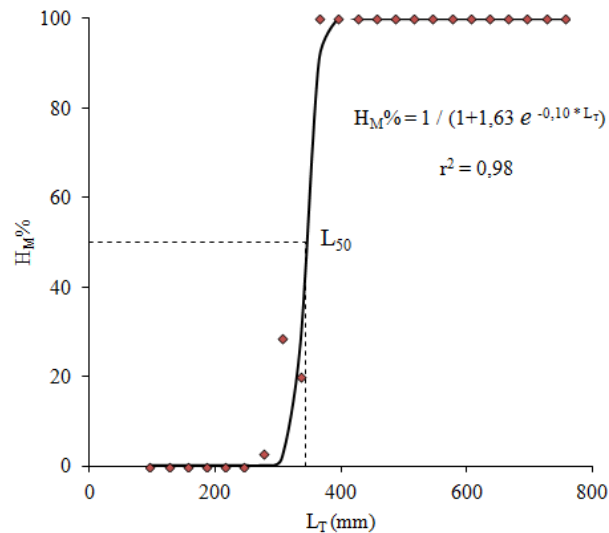


Figura IV.16. Curva de maduración porcentual de carpa, se indican la talla de primera madurez de las hembras (L_{50}), los valores observados (rombos rojos) y el modelo logístico (línea sólida).

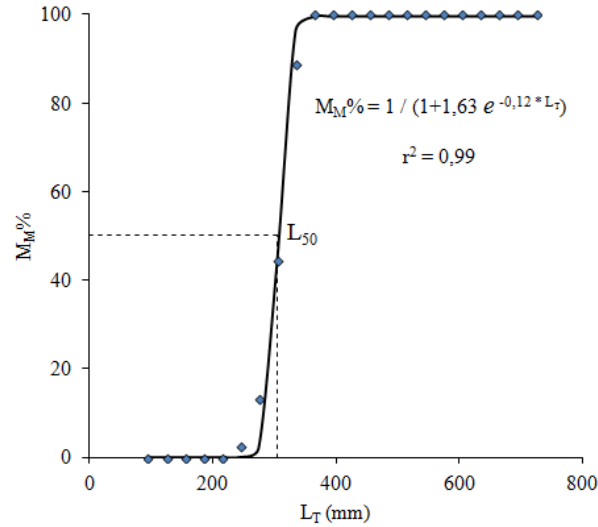
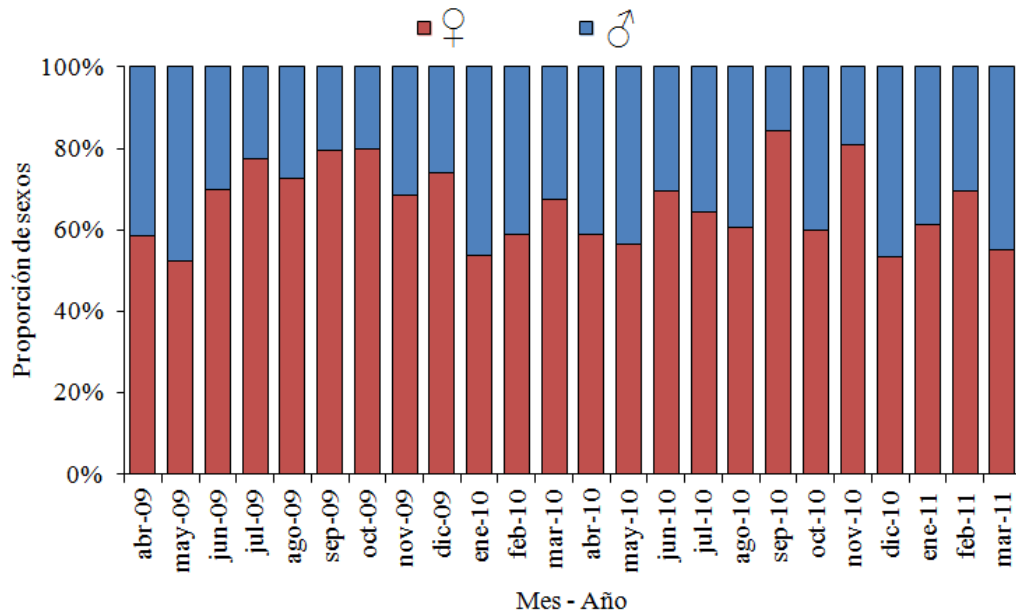


Figura IV.17. Curva de maduración porcentual de carpa, se indican la talla de primera madurez de los machos (L_{50}), los valores observados (rombos azules) y el modelo logístico (línea sólida).

IV.3.4-Proporción de sexos.

En la figura IV.18 se observa la distribución porcentual del número de ejemplares capturados por sexo en cada campaña.



Figuras IV.18. Distribución porcentual por sexo de los ejemplares procesados en cada uno de los muestreos.

Es interesante señalar que en todos los muestreos realizados se capturaron mayor cantidad de hembras con respecto a los machos, siendo la proporción sexual media de 2,25:1. Este patrón se mantuvo en ambos artes de pesca utilizados, que demuestra que la población de carpas de la zona se encuentra dominada por hembras.

IV.4. Discusión.

La carpa común es una especie perfectamente aclimatada al área de estudio, y que exhibe un ciclo reproductivo anual con un patrón estacional que puede variar entre los diferentes años y caracterizado por un elevado rango de dispersión de los estadios de maduración de los individuos a lo largo de los meses. Dentro de este patrón, el evento de desove ocurre una vez al año entre el inicio de la primavera hasta mediados del verano y es asincrónico, variando tanto en el momento que se produce como en su extensión. Estos resultados coinciden con Colautti (1997) para otros cuerpos de agua de la región pampeana, sin embargo, es importante notar que el patrón estacional fue más marcado y con una dispersión mensual considerablemente menor, y asociado a que la especie se comportó como un desovador total de tipo sincrónico. Estas diferencias, se relacionan con la elevada inestabilidad ambiental del sitio de estudio sobre la condición general de los peces (Capítulo III), que se comprobó que está íntimamente asociada con el ciclo reproductivo. Por otro lado, al comparar estos resultados con los de otros ambientes templados del mundo se registra que los mismos no difieren demasiado, ya que se ha señalado que la especie tiene un desove anual, generalmente de tipo asincrónico, que puede extenderse desde los meses de primavera hasta el verano (Crivelli, 1981; Guha & Mukherjee, 1991; Brown et al., 2003; Sivakumaran et al., 2003; Smith, 2004; Smith & Walker, 2004; Tempero et al., 2006; Winker et al., 2011; Avila Troca et al., 2013).

Al analizar los registros de IGS promedio obtenidos para ambos sexos se encontraron diferencias entre los dos ciclos anuales, en el patrón de oscilación e intensidad (Figura IV.4 y 6). En el 2009 las fluctuaciones de los IGS promedio de ambos sexos estuvieron temporalmente acopladas exhibiendo un marcado patrón de carácter estacional, en concordancia a lo indicado por Colautti (1997); por el contrario en el 2010 el patrón de oscilación evidenció una tendencia de periodicidad más errática tanto entre los sexos como a lo largo de dicho ciclo anual.

El ciclo reproductivo de la carpa común está gobernado tanto por variables propias o endógenas (reloj interno) como ambientales o exógenas, donde la temperatura y el fotoperíodo se

destacan como las variables más influyentes, regulando el recrudecimiento gonadal además del momento del desove (Bye, 1984; Guha & Mukherjee, 1991; Colautti, 1997; Sivakumaran et al. 2003). Diferentes autores indicaron que los valores umbrales necesarios para que ocurra la maduración de los ovocitos y la ovulación, son una temperatura mayor a 16 °C (rango térmico óptimo oscila entre 18-23 °C) y un fotoperíodo superior a 10 horas de luz (Swee & McCrimmon, 1966; Crivelli, 1981, Colautti, 1997; Sivakumaran et al., 2003; Smith & Walker, 2004). Otro detalle a considerar es que la carpa común es un desovador fitófilo (Balon, 1995; Adámek & Anton Pardo, 2015) que necesita aguas bajas y vegetadas (Stuart & Jones, 2006b; Penne & Pierce, 2008). Otro factor relevante a considerar para desove es el nivel hídrico del ambiente, ya que en definitiva la inundación de ambientes vegetados aledaños le brinda a la especie los hábitats aptos para desovar. En este sentido, Colautti (1997) indicó para la región pampeana que además de la temperatura y el fotoperíodo la variación del ciclo sexual de la especie se encuentra fuertemente influenciada por disparadores ambientales de comportamiento más errático propios de la época como es la variación de los niveles hídricos del ambiente asociada al régimen de precipitaciones. En base a lo mencionado y al considerar la fluctuación de esas variables durante el 2009, se registró que a finales del invierno las condiciones ambientales fueron inmejorables para el evento reproductivo de la carpa común, ya que la temperatura superó los 16 °C, el fotoperíodo fue superior a 10 horas luz y, simultáneamente, se produjo un incremento del nivel hídrico del ambiente que alcanzó los 1,5 m (Figura IV.8). Este acople de las “señales o disparadores” ambientales claves para el desove influyó en la sincronía detectada entre el ciclo reproductivo de ambos sexos y en el éxito del evento reproductivo ocurrido durante el 2009 evidenciado por la aparición del grupo de ejemplares de $L_T < 350$ mm a inicios del 2010 (Capítulo II). En contraste, durante la misma época del año 2010 se detectó una temperatura menor al umbral (14 °C) junto con niveles hídricos superiores (1,8 m) y un fotoperíodo mayor a 10 horas luz, ocurriendo un desajuste entre la fluctuación de las variables ambientales (Figura IV.8). Este desacople de los factores ambientales parecería haber influenciado en que el patrón de maduración gonadal de ambos sexos fuera más errático, incrementando de este

modo en gran medida la dispersión mensual. Esta hipótesis se comprobaría por el hecho que se detectó un primer pico de índices gonadales a finales del otoño, seguramente asociado con un fotoperíodo superior a 10 horas luz y un incremento de los niveles hidrométricos que ocurrieron en simultáneo. Asimismo, a inicios del verano se registró un segundo pico de registros de IGS de mayor intensidad el cual probablemente se produjo debido a que incrementó la temperatura superando el umbral térmico necesario junto con un fotoperíodo superior a 12 horas luz y niveles hídricos elevados. Es importante remarcar que a pesar de que durante el 2010 se registró un ciclo reproductivo más intenso que en el año previo, no necesariamente se vio reflejado en un mayor éxito reproductivo, ya que a lo largo de los muestreos llevados a cabo en el 2011 no se registraron juveniles provenientes del evento reproductivo ocurrido en 2010, por lo cual la caída del IGS ocurrida en el verano podría haber estado generada por los procesos de reabsorción gonadal más que por la liberación de gametas. Otra posible razón que explicaría el éxito reproductivo ocurrido en el 2009 y que este no se haya repetido en el 2010, puede deberse al momento hidrológico en el cual se encontraba el humedal y como este afectó la disponibilidad de hábitat para la especie. En el primer caso, el ambiente se encontraba en un período de sequía prolongado en donde todos los ejemplares de carpa común se encontraban restringidos a los CA (Sequía) representados por individuos adultos de $L_T > 350$ mm (Capítulo II). Al incrementarse los niveles hídricos y aparecer los AN al comenzar la primavera se habría formado una gran cantidad de ambiente “vacante” para ser explotado por parte de la especie. Al ocurrir el evento reproductivo exitoso en el 2009 la gran cantidad de individuos de carpa común provenientes al grupo $L_T < 350$ mm (Capítulo II) habrían ocupado estos ambientes dentro del humedal. Por otro lado, a pesar de haberse incrementado los niveles hídricos durante el 2010, y hasta en mayor intensidad que en el 2009 (Capítulo II), es necesario considerar que los CA (Inundación) y los AN se encontraban ocupados tanto por el grupo de individuos de tallas pequeñas ($L_T < 350$ mm) como el de tallas grandes ($L_T > 350$ mm), situación que habría generado que el ambiente disponible para los juveniles nacidos en el evento del 2010, sea mucho menor.

En el capítulo III se presentó la variación de los registros de K_N para ambos sexos a lo largo del estudio y se discutió sobre cómo el descenso de estos valores, durante la primavera y el verano estaba relacionado con el evento de desove. En este capítulo, cuando se analizó la variación de los índices gonadales junto con la condición de los peces, discriminando por sexo (Figura V.5 y 7), se constató que se observó que los valores promedio de K_N alcanzaron un máximo en los momentos previos, o casi simultáneamente, con los máximos de IGS y que luego del pico de índices gonadales los valores de ambos índices disminuyeron. Este patrón se detectó de manera más clara para las hembras. Al comparar entre ciclos anuales, en 2009 el pico ocurrió durante otoño y primavera, mientras que para el segundo ciclo anual se produjo a mediados de la primavera. Estas diferencias inter-anuales también se explicarían por el desacople de las señales ambientales que desencadenan el evento reproductivo entre uno y otro ciclo anual. Más allá de estas diferencias los resultados coinciden con lo señalado previamente (Capítulo III), mostrando el alto valor energético que la especie invierte en la reproducción hecho que sin lugar a dudas es una de las razones por la cual la carpa común es invasor exitoso y es uno de los peces dulceacuícolas más utilizados para la acuicultura en el mundo (Koehn, 2004; Casal, 2006; FAO, 2010).

Al analizar la dinámica de la morfo-histología de las gónadas de ambos sexos a lo largo período de estudio (Figuras VI.9-13) se observó que la carpa común, en el área estudiada, tiene la capacidad de reproducirse prácticamente a lo largo de todo el año, a la espera de que las condiciones ambientales sean las aptas para el evento del desove (temperatura $> 16^{\circ}\text{C}$, fotoperíodo > 10 hs y nivel hídrico de $> 1,5$ m). La especie se comportó como un desovador parcial de tipo asincrónico, exhibiendo una temporada de desove desde finales del invierno hasta inicios del verano dependiendo el ciclo anual. En concordancia a lo presentado previamente con respecto a la variación de los IGS, tanto los análisis macroscópicos (Figuras VI.9 y 10) como los microscópicos (Figuras VI.11-13), mostraron un patrón de oscilación diferente en cada año analizado; resultados que refuerzan aún más la hipótesis sobre el efecto causado por los disparadores ambientales sobre la dinámica del ciclo sexual de la especie. Estos resultados coinciden con lo indicado por Colautti

(1997), quien registró que la especie dependiendo las condiciones ambientales se puede comportar como un desovador sincrónico o asincrónico. En general los peces que presentan una temporada de desove prolongada son desovadores parciales o multi-desovadores, indicando que hembras puntuales poseen múltiples “tandas de huevos” que se liberan cuando las condiciones son propicias para el evento reproductivo (Hontela & Stacey, 1995). De tal modo, al finalizar el invierno la especie comienza la temporada de desove, en donde la maduración sexual de los ejemplares, asociada a la variación de los factores ambientales, no ocurre de manera simultánea. Esta situación generaría que no todas las hembras desoven a la vez sino que se puede producir más de una “tanda” de huevos a lo largo de un lapso de 4 meses, hasta llegar a mediados del verano, donde se produciría la reabsorción de la gónada. Se ha documentado que la especie tiene la capacidad de liberar una tanda madura de ovocitos y retener el 20% para repetir el desove (Bishai et al., 1974), que, posteriormente, ocurre la reabsorción de los ovocitos residuales y que la remaduración de la gónada abarca un período de al menos 3 a 4 meses (Alikunhi 1966; Swee & McCrimmon 1966; Horvath, 1985; Davies & Hanyu, 1986; Davies et al., 1986; Mills, 1991). En líneas generales los resultados presentados siguen los patrones indicados por otros autores para estudios efectuados sobre la especie en diferentes lugares templados del planeta, en donde se registró que la maduración de los ovocitos está completa a final del invierno y la reproducción se inicia en primavera, además no todas las hembras desovan a la vez y las gónadas de algunos ejemplares presentan un rango de diferentes estados de desarrollo (Gupta, 1975; Horvath, 1985; Smith & Walker, 2004; Oyugi et al., 2011).

Las estimaciones de la fecundidad absolutas de este trabajo indicaron que la especie posee una fecundidad elevada (118100-352440 N° Ovm) cuando se la compara a la que presentan las especies nativas de la zona. Los rangos de variación registrados exhiben valores dentro de los rangos de oscilación ya documentados para la especie en la Región Pampeana (Colautti, 1997) y para otros lugares del planeta (Fernández Delgado, 1990; Sivakumaran et al., 2003; Tempero et al., 2006; Britton et al., 2007; Oyugi et al., 2011). Se advirtió una tendencia significativa entre la F_A en

relación a la L_T y al W_T respondiendo a una relación de tipo potencial, o sea que las hembras de mayor tamaño y mayor peso corporal, tienen mayor capacidad para la producción de huevos dentro de estos ambientes. Cabe remarcar que las estimaciones de F_A arrojaron amplios grados de dispersión, encontrándose ejemplares con tallas y pesos similares pero con valores de fecundidad dispares entre sí. Estas diferencias ya registradas para la especie fueron atribuidas a factores intrínsecos, como la ingesta de alimento y la condición del ejemplar o a factores extrínsecos como temperatura entre otros (Bagenal & Tesch, 1978; Sivakumaran et al., 2003). La comparación entre las estimaciones de la fecundidad relativa entre ciclos anuales señaló que el número relativo de ovocitos, tanto por gramo de peso total $-F_R (W_T)-$ como por gramo de peso gonadal $-F_R (W_G)-$, fue mayor durante el 2009. Estos resultados coinciden con otros aspectos reproductivos señalados (IGS, variación macroscópica y microscópica) en cuanto a la relación entre estos productos y la variación de las variables o disparadores ambientales, que produjeron que el 2009 las hembras produjeran más ovocitos que el 2010. Cuando se comparan los registros de $F_R (W_T)$ con otros cuerpos de agua de la región (Laguna de Lobos, 99 Ovm/gr, Laguna Blanca Grande 135 Ovm/gr y Monte 136 Ovm/gr) (Colautti, 1997), los valores son similares indicando que se encuentra dentro del rango de fluctuación para la zona. Al cotejar estos valores de $F_R (W_T)$ con otros estudios realizados en ambientes templados de otros continentes (Crivelli, 1981; Hume et al., 1983; Fernández Delgado, 1990; Sivakumaran et al., 2003), es posible indicar que dentro de los humedales los valores se encuentran más cercanos a los niveles inferiores de fecundidad anual, lo que indica que la especie dentro de la zona de estudio no alcanza a los niveles óptimos de fecundidad, probablemente asociado con un factor de índole ambiental.

Los registros de la talla de primera madurez estimados para los ejemplares de carpa común se encuentran dentro de los rangos de variación normales para poblaciones naturales para los cuerpos de agua de la región pampeana (Colautti, 1997) y para diferentes sitios del planeta (McCrimmon, 1968; Crivelli, 1983; Fernández Delgado, 1990; Brown, 2003; Tempero et al., 2006; Oyugi et al., 2011; Winker et al., 2011). Los machos maduran a tallas menores que las hembras,

coincidiendo con lo señalado por diferentes autores que lo asociaron a que el costo energético y el tiempo de la maduración del testículo es menor que la ovulación (Colautti, 1997). Considerando las tallas obtenidas (300-350 mm), los análisis de crecimiento de la especie (Capítulo V) y estudios de crecimiento de la especie en la zona (López Cazorla & Pizarro, 2000; Colautti & Freyre, 2001), la edad de primera maduración gonadal sería cercana a los 2 años, coincidiendo con Colautti (1997). Teniendo en cuenta estos resultados, la rápida maduración gonadal es otro de los aspectos reproductivos que influyen en la abundancia de la especie en el área de estudio.

Los resultados de este capítulo muestran la elevada versatilidad reproductiva de esta especie, que es una de las razones fundamentales para el éxito en de la zona de los Humedales de Ajó, donde desova, al menos, una vez al año y durante un período de 3 meses. Sin embargo, la ocurrencia de este evento reproductivo no garantiza un reclutamiento para el año siguiente, ya que el éxito del mismo se encuentra asociado las condiciones ambientales. En base a esto, es posible indicar que para la población de carpas que habita la zona, los reclutamientos no ocurren de manera equivalente año a año sino que presentarían una periodicidad de carácter más episódico. Más allá de esto, debido a la estrategia de vida de esta especie desde el punto de vista reproductivo entre los que se destacan la amplia plasticidad reproductiva, elevada fecundidad y la temprana edad de madurez, los reclutamientos episódicos serían de una magnitud tan importante como para sostener a la población de esta especie como dominante en biomasa de este ecosistema.

CAPÍTULO V.



-EDAD Y CRECIMIENTO

CAPÍTULO V. Edad y crecimiento.

V.1. Introducción.

Conocer la edad de un grupo de organismos determinado es la base fundamental para calcular las tasas de crecimiento, tasas de mortalidad, reclutamiento y productividad, y es una de las variables biológicas más influyentes para entender la dinámica de las poblaciones (Ricker, 1973; Campana, 2001). Existen diversos métodos para poder establecer la edad y crecimiento de los peces (Devries & Frie, 1996). El análisis de la distribución de frecuencias de tallas, por ejemplo, es usual cuando el reconocimiento de la edad de los anillos de crecimiento no es posible o claro. Este procedimiento se utiliza para diferenciar grupos de edad bajo la suposición de que la distribución de frecuencias de tallas en cada uno de ellos es normal alrededor del valor más frecuente y que cada una de las clases de talla modales en la distribución corresponde a una cohorte que se incorporara a intervalos de tiempo regulares. Es importante mencionar que este procedimiento se corresponde con las ideas del método de Petersen (Bagenal & Tesch, 1978), de las modas progresivas, según Pauly (1983).

El análisis de las estructuras duras es sin duda el método más empleado para el estudio de crecimiento de los peces, en el que se analiza el incremento diario o anual de las partes corporales duras de los organismos, mediante el conteo de anillos o marcas de crecimiento reconocibles sobre ellos (Bagenal & Tesch, 1978; Francis, 1990; Campana, 1999). Esto ocurre debido a que el aumento de la talla y la dinámica del crecimiento se encuentran vinculados a los cambios de tamaño y marcas de depositación de material calcáreo en estas estructuras en el tiempo. Estas marcas de crecimiento se generan en el momento en que la tasa de formación de las depositaciones periódicas de cada “circulus”, es mínima (Francis, 1990). La fluctuación de esta tasa de formación se produce por variaciones en el metabolismo del calcio, el cuál en los peces está usualmente controlado por factores estacionales como la temperatura, el fotoperíodo, la reproducción y la dieta (Bagenal & Tesch, 1978; Campana, 1999). Como consecuencia de esta particularidad fisiológica se han observado que existen variaciones en la frecuencia de formación de los anillos de crecimiento para

la misma especie en diferentes ambientes (Winker et al., 2010). Por este motivo, para realizar una determinación precisa de la edad de una especie para un sitio determinado, es un requisito fundamental conocer la periodicidad en la que se generan estas marcas de crecimiento. En particular, para los peces que habitan en las regiones templadas la formación de estos anillos en las escamas usualmente presenta una periodicidad anual, denominándose “annulus” (Ibañez et al., 2008). Esta tasa de formación se debe a que, en estas regiones, durante los meses de invierno los peces se ven afectados por las bajas temperaturas y fotoperíodo corto, ambas condiciones que reducen la tasa de crecimiento al mínimo (Bagenal & Tesch, 1978).

La datación correcta y precisa de la edad de los peces es crucial para determinar ciertos parámetros poblacionales como son el crecimiento, estructura de edades, edad de primera madurez, reclutamiento y la mortalidad (Campana, 2001; Phelps et al., 2007), información que en la biología pesquera resulta fundamental para la gestión y manejo sostenible del recurso. En el caso puntual de la carpa común, debido a su carácter de organismo exótico e invasor, es de suma importancia conocer con precisión estos parámetros poblacionales para poder diseñar y establecer estrategias de control eficientes. Para la estimación de la edad y el crecimiento de esta especie en otros lugares del planeta se han utilizado con resultados satisfactorios escamas, espinas dorsales, rayos de las aletas pectorales, huesos operculares, otolitos y vértebras (Villizi & Walker, 1999a; Brown et al., 2004; Phelps et al., 2007; Blair, 2008; Winker et al., 2010, Weber & Brown, 2011). Por su parte, Brown et al. (2004), demostraron que los otolitos (asterisci) son las estructuras que permiten obtener las estimaciones más confiables para la carpa común.

Al analizar la información disponible de la carpa común en nuestro país se reconocen estudios en los que se realizaron estimaciones de edad y crecimiento de manera exitosa a través del análisis de las escamas. En este sentido, López Cazorla & Pizarro (2000) determinaron la edad de la especie en los canales de drenaje asociados al valle inferior del Río Colorado. De igual modo, Colautti & Freyre (2001) utilizando la mismas estructuras duras también obtuvieron resultados

satisfactorios para la carpa en una laguna de la Cuenca del Río Salado, documentando que la especie puede llegar hasta los 6 años edad en la zona.

La finalidad de este capítulo es, mediante las dos aproximaciones descriptas anteriormente, es decir, el análisis de la distribución de frecuencias de tallas (Petersen) y junto con las estructuras duras, evaluar la edad y el crecimiento de los ejemplares de carpa colectados a lo largo de los muestreos.

V.2. Materiales y métodos.

V.2.1-Análisis de la distribución de tallas (L_T).

En la distribución de frecuencias de tallas presentada previamente (Capítulo II) se reconocieron dos grupos de tallas modales, uno de tallas pequeñas ($L_T < 350$ mm) y otro de tallas grandes ($L_T > 350$ mm). Debido a que al grupo de menor tamaño se le detectó un incremento paulatino en su rango de tallas modales a través de 14 meses consecutivos (febrero 2010-marzo 2011), dicho conjunto de individuos fue seleccionado para realizarle la progresión de tallas modales (Pauly, 1983). De este modo, se graficó la variación de la L_T a lo largo del tiempo, con el propósito de evidenciar si hubo incrementos de las tallas promedio mensuales. A cada grupo de frecuencias de tallas se les ajustó una distribución normal a través del método de mínimos cuadrados utilizando el complemento Solver del programa Microsoft Office Excel 2007. El grado de ajuste de la función obtenida para cada mes se evaluó a través del coeficiente de determinación (r^2) entre distribución de frecuencias observada y los valores estimados por el modelo. Para cada distribución se estimó la talla media y su respectivo desvío estándar.

V.2.2-Análisis de estructuras duras.

Tratamiento y metodología aplicada para la lectura de escamas.

La elección de los individuos a los cuales se les efectuaron los análisis de edad y crecimiento mediante análisis lepidológico, se realizó en base a la distribución de frecuencias de tallas (L_T) obtenidas en cada mes, seleccionando las escamas de los individuos pertenecientes a los diferentes grupos modales observados en las distribuciones de tallas de capturas mensuales de ambos grupos de tallas descriptos (Capítulo II). Se escogieron un mínimo de 10 escamas por individuo, buscando seleccionar aquellas que fuesen simétricas, similares en tamaño y forma. Posteriormente, se sumergieron en jabón enzimático, se cepillaron, se enjuagaron y se enmarcaron en dos vidrios de 1,5 mm de espesor para su análisis (Figura V.1). A continuación, las escamas se fotografiaron con una cámara digital (Lumenera Infinity 1 5.0) montada sobre la una lupa

estereoscópica (Olympus SZ61) y, luego, las imágenes se analizaron mediante la aplicación Infinity Analyze del programa informático Infinity Camera 5.0.2.



Figura V.1. Región de donde se extrajeron las escamas (izquierda); escamas enmarcadas para su análisis en la lupa estereoscópica (derecha).

El estudio lepidológico realizado tuvo como objetivo comprender los patrones de formación de los circuli y registrar su variación a lo largo de los meses, estudio que se efectuó principalmente sobre el grupo de tallas pequeñas. Por otra parte, se identificaron los annuli siguiendo los criterios de Bagenal & Tesch (1978), estableciendo su momento de formación y la talla cuando este se forma, este análisis se realizó sobre ambos grupos de tallas.

Circuli.

Con el fin de conocer los patrones de depositación de los circuli se seleccionaron cuatro individuos de cada mes de los de ejemplares de carpa capturados del grupo de tallas pequeñas ($L_T < 350$ mm) y se le extrajeron un mínimo de 5 escamas a cada uno. Luego, mediante el uso de la lupa y el software ya descriptos se les registró el número de circuli desde el foco hasta la arista dorsal del margen anterior escama (Figura V.2).

Es necesario subrayar que para realizar el análisis se partió de la hipótesis de que los circuli presentan una periodicidad de formación diaria. Se estableció como fecha promedio hipotética de nacimiento de la cohorte estudiada el 15 de septiembre del 2009 dado que a pesar de la asincronía reproductiva registrada, en esta fecha se obtuvieron los valores óptimos para la reproducción de las variables ambientales, así como la caída más marcada del IGS de las hembras. Además, se

consideró que la formación de escamas en la carpa común recién ocurre a los 25 días después de la eclosión (McCrimmon & Swee, 1967; Villizi & Walker, 1999b; Haniffa et al., 2007). En base a estos supuestos, el análisis efectuado consistió en realizar el cociente entre el número de circuli registrados en las escamas -observado- sobre el valor de circuli que debería presentar si su formación fuera de carácter diario, contando desde la fecha hipotética en que se depositó el primer circulus (10 de octubre), hasta el día del mes en que se tomó la muestra respectiva del individuo analizado -esperado-. Los valores de dicho cociente, cercanos a 1, son indicadores de que la formación de los circuli presenta entonces carácter diario.

Annuli.

Con el objetivo de identificar los annuli se eligieron las escamas de los ejemplares de carpa de ambos grupos capturados (tallas pequeñas y grandes), observándose a través de lupa estereoscópica. Luego se les efectuaron las siguientes medidas (mm): radio total (R_T) distancia entre el foco y la arista dorsal del margen anterior de la escama; radio de anillo (R_A) medido sobre el eje de R_T , como la distancia entre el foco y el annulus o los sucesivos annuli (Figura V.2).

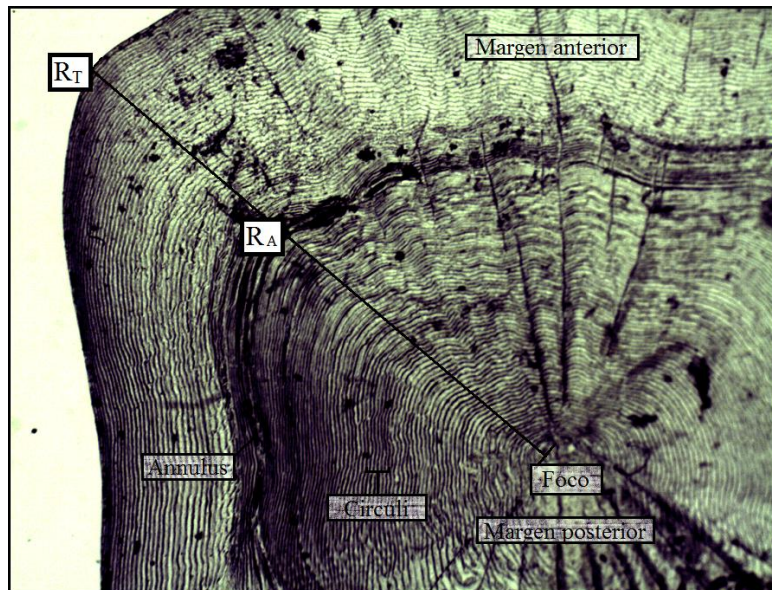


Figura V.2. Escama de carpa, indicando foco, circuli, annulus, margen anterior y margen posterior y medidas tomadas (R_T : radio total y R_A : radio anillo).

Con el objetivo de determinar el momento preciso de formación de los anuli se realizó un seguimiento mensual de las escamas de los individuos de edad 0+ y 1+ enfocándose en el momento del año en donde se comienza a registrar dicha marca. En este sentido, para realizar dicho análisis se graficó la proporción de escamas que presentaban el primer anillo (o R_1) en función de los meses en que fueron capturados los ejemplares. Para comprender en qué momento se estaría formando el R_1 a estos datos binomiales (escama sin $R_1 = 0$, escama con $R_1 = 1$) se les ajustó un modelo logístico por el método de mínimos cuadrados utilizando el complemento Solver del programa Microsoft Office Excel 2007. El grado de ajuste de la función obtenida se evaluó a través del coeficiente de determinación (r^2) entre la proporción de peces con anillo 1 ($R_1\%$) y los valores estimados por el modelo. La ecuación del mismo se indica a continuación:

$$R_1\% = 1 / (1 + e^{-(a+b \cdot D)})$$

donde $R_1\%$ es la proporción de escamas con el anillo 1 y D el día del año. El momento en donde se forma R_1 se refiere al día del año en el cual el 50% de los individuos presentan el R_1 formado y se calculó como $-a/b$.

A través de las mediciones efectuadas sobre las escamas que presentaron el primer anillo formado se obtuvo la distribución de frecuencia de R_1 , la cual se graficó y se le ajustó un modelo normal mediante el método de mínimos cuadrados con el fin de comprobar si la distribución seguía dicha función, y obtener de esta manera el valor medio de R_1 junto con su desvío estándar.

Posteriormente, con el fin de comprender qué tipo de relación existe entre el crecimiento de la escama y del cuerpo y, a su vez, poder determinar la talla en la cual se está formado el R_1 se ajustó una ecuación de retrocálculo. Este procedimiento es una técnica que utiliza un conjunto de medidas realizadas sobre una estructura ósea un pez en cierto tiempo para inferir su talla en tiempos previos (Francis, 1990). Específicamente, las mediciones de una o más marcas en las estructuras duras de los peces (escamas, otolitos, radios, huesos operculares, entre otros), junto con su talla corporal actual, son empleadas para estimar su longitud en el momento de formación de dichas marcas (Francis, 1990). En este sentido, se graficaron las tallas (L_T) en función de los valores

promedio obtenidos del radio total de las escamas para cada individuo (R_{Tprom}). A estos pares de datos se les ajustaron diferentes modelos lineales y no lineales mediante el método de mínimos cuadrados utilizando el complemento Solver del programa Microsoft Office Excel 2007. Este procedimiento se efectuó con el fin de encontrar el modelo que mejor representaba dicha relación a través del coeficiente de determinación (r^2), y así, obtener la función para efectuar los retrocálculos (Campana, 1990). Al obtener la función de L_T/R_{Tprom} , se puede estimar la talla de los individuos en el momento en que se forma R_1 mediante el reemplazo en la ecuación de R_{Tprom} por la media de los valores conseguidos de R_1 , estimando así la L_T promedio en que los individuos forman el R_1 (Figura IV.3).

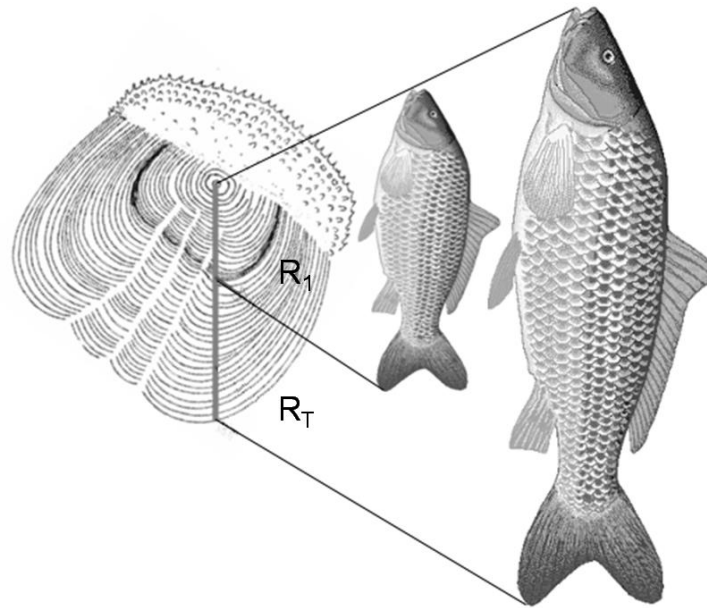


Figura IV.3. Relación entre la longitud total de los peces y el largo del radio de la escama (L_T-R_T); donde R_T indica el radio total de la escama al momento del análisis y R_1 el radio de la escama en el momento en que se genera la primera marca de crecimiento.

Tratamiento y metodología aplicada para la lectura de otolitos.

Los otolitos (asterisci), una vez extraídos del saco lagenar se enjuagaron con etanol (90%) y se conservaron en sobres de plástico para su posterior análisis en el laboratorio. Luego se analizaron bajo lupa estereoscópica con el fin de reconocer los annuli mediante dos metodologías diferentes,

las cuales se seleccionaron porque ya han sido utilizadas con resultados exitosos en el análisis de edad y crecimiento de la carpa en diferentes partes del mundo. En primer lugar se les aplicó la metodología definida por Villizi & Walker (1999a), la cual se basa en que los otolitos completos se sumergen en agua y luego se observan bajo una luz episcópica de manera oblicua sobre un fondo oscuro (Figura V.4.a). Luego se les aplicó la técnica empleada por Winker et al. (2011), en la cual los otolitos son bañados en metil-salicilato, con el fin de transparentarlos y luego se observan en la lupa estereoscópica sobre un fondo transparente (Figura V.4.b). El reconocimiento de las marcas de crecimiento se realizó a partir del núcleo del otolito hasta el extremo del rostro del mismo a lo largo de un eje antero-dorsal (Figura V.4). Esta metodología fue efectuada a otolitos de ejemplares de ambos grupos de tallas.

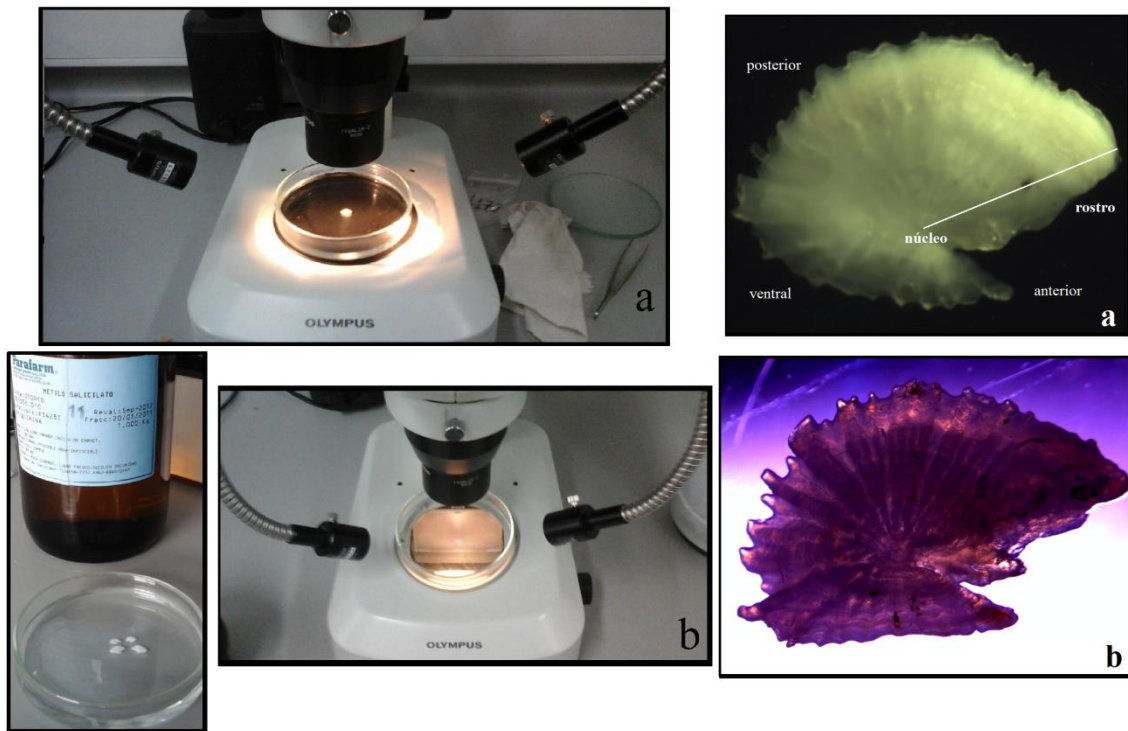


Figura V.4. Observación de los otolitos (cara externa): a- metodología de Villizi & Walker (1999a); b- metodología de Winker et al. (2011); partes de un otolito -izquierdo- (núcleo y rostro) y orientación dentro del saco lagenar en el oído interno.

V.3. Resultados.

En la Tabla V.1 se presenta, desde febrero de 2010 hasta marzo de 2011, el número de ejemplares capturados correspondientes al grupo de talla de menor tamaño ($L_T < 350$ mm) junto con sus valores de L_T promedio y desvíos mensuales. Asimismo, se observa que la primera ocasión en que se colectaron ejemplares de este grupo de tallas, los mismos presentaron una L_T media de 118 mm. Después, a lo largo de los meses se registró un incremento en la L_T medias mensuales hasta llegar en el último muestreo, en donde exhibieron a una longitud media de 262 mm.

Tabla V.1. Número de carpas del grupo tallas pequeñas ($L_T < 350$ mm) capturadas a lo largo de los muestreos.

Mes-Año	N	L_T (mm)
feb-10	57	118,81 \pm 17,67
mar-10	57	157,63 \pm 20,96
abr-10	25	177,84 \pm 25,75
may-10	29	161,86 \pm 16,49
jun-10	15	189,67 \pm 33,69
jul-10	19	178,58 \pm 22,60
ago-10	15	191,67 \pm 34,21
sep-10	8	214,38 \pm 23,37
oct-10	96	201,66 \pm 21,45
nov-10	73	226,47 \pm 21,13
dic-10	86	237,10 \pm 22,67
ene-11	120	245,80 \pm 23,93
feb-11	169	250,85 \pm 27,06
mar-11	124	262,23 \pm 35,34

Al mismo tiempo, estos resultados se presentaron gráficamente (Figura V.5), con el objetivo de observar la variación de L_T de este grupo de individuos a lo largo del estudio. Del análisis de este gráfico se observa que los peces analizados presentaron un crecimiento con un patrón estacional. Se detectaron incrementos mayores de L_T durante los meses calurosos de ambos años de estudio, en promedio 29,52 mm por mes desde febrero-2010 a abril-2010 y de 8,94 mm

entre noviembre-2010 y marzo-2011, en comparación con los meses fríos 3,46 mm de mayo-2010 a agosto-2010.

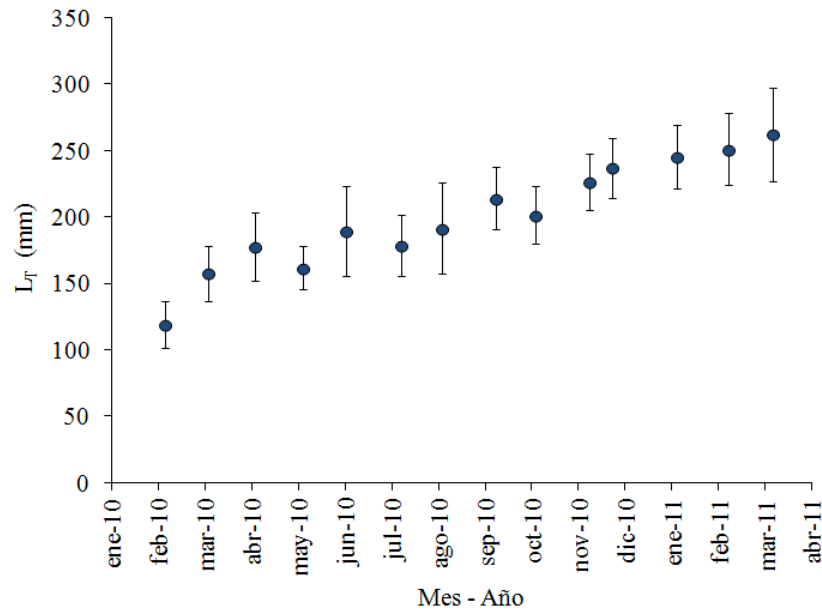


Figura V.5. Variación de la talla de ejemplares del grupo tallas pequeñas en función del tiempo. Los círculos azules representan valores medios mensuales de L_T con sus respectivos desvíos estándar.

En la figura V.6 se presentan la distribución de frecuencias de tallas obtenidas a lo largo de los meses junto con las curvas normales ajustadas a las distribuciones mensuales, indicando el grado de ajuste en cada mes (r^2 ; $P < 0,05$).

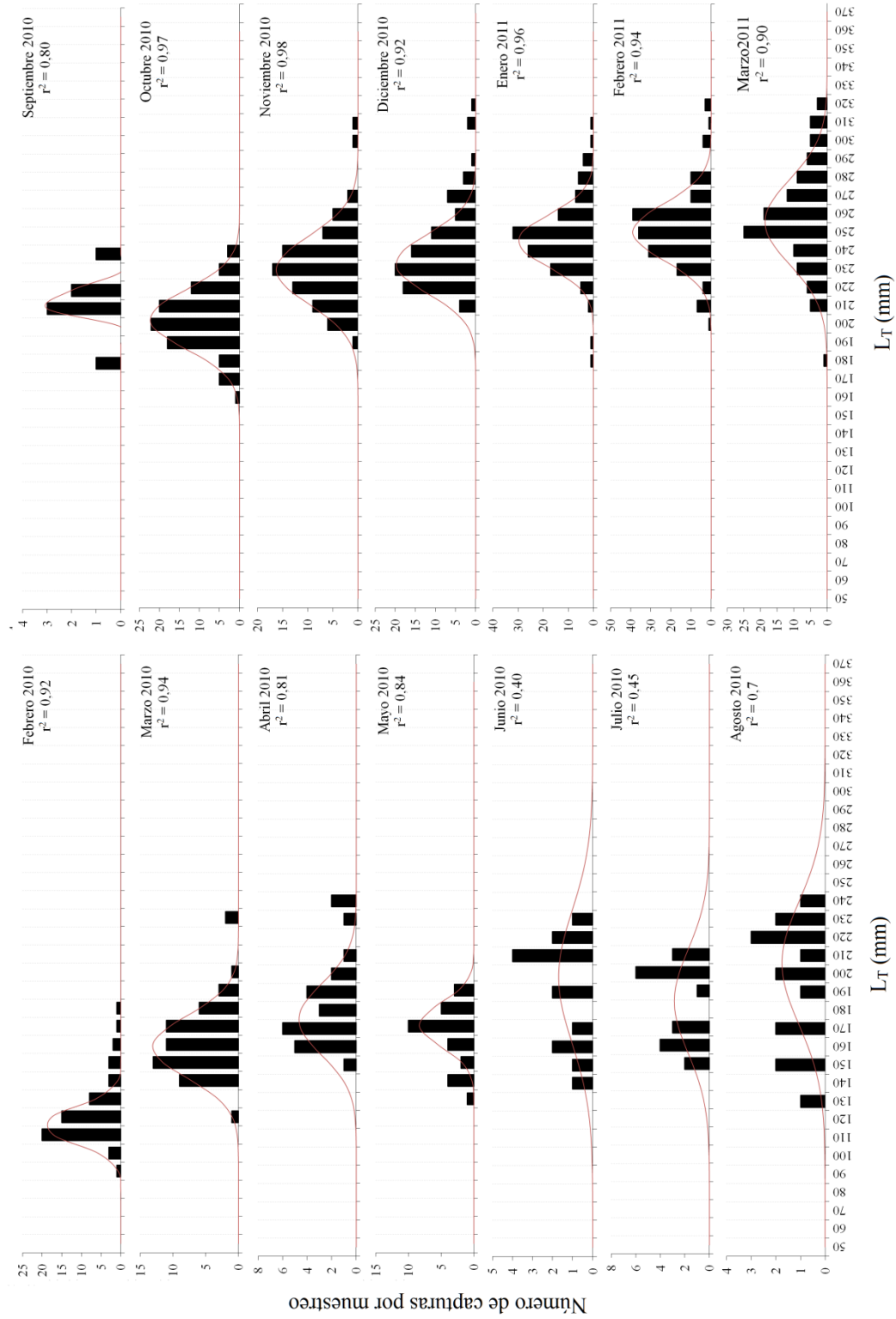


Figura V.6. Distribución de frecuencias del grupo de tallas pequeñas en cada uno de los meses de muestreo junto con el modelo ajustado a los datos (línea roja) y el grado de ajuste a los datos (r^2).

Lectura de escamas.

De la totalidad de carpas capturadas se les extrajo escamas a 1457 y otolitos a 1405 individuos, a partir de los cuales se realizaron los análisis de las estructuras duras correspondientes. Al comenzar a analizar las escamas obtenidas de los especímenes provenientes del grupo de tallas grandes ($L_T > 350$ mm) se observaron falsas marcas de crecimiento o pseudoannuli con alta frecuencia lo que resultó en que el reconocimiento y detección precisa de los annuli no fuese preciso, obteniendo como resultado estimaciones poco fiables. Por este motivo los análisis de las estructuras duras presentados de aquí en adelante se enfocan en el grupo de tallas de menor tamaño a los cuales se les efectuó la progresión de tallas modales, debido que dichos individuos presentan una edad conocida (0+ y 1+).

Periodicidad en la formación de circuli.

Para comprobar si la tasa de formación de los circuli presenta una periodicidad diaria se procesaron y analizaron un total de 264 escamas correspondientes a 54 individuos, 4 por cada uno de los meses del año (febrero-2010 a marzo-2011). En la figura V.7 se expresan los valores promedio mensuales del cociente entre número de circuli observados sobre número de circuli esperados, a lo largo del tiempo. En el gráfico se puede observar que los valores están muy por debajo de 1, indicando que la tasa de formación de los circuli no presenta carácter diario. Asimismo, en el 2010 se observa que entre febrero y junio la periodicidad de depositación de circuli presenta valores cercanos a 0,5, indicando que los mismos se formarían cada 2 días. Luego, desde el lapso entre junio y septiembre se detecta una disminución en los valores a 0,36, mostrando que la depositación oscila entre 2 y 3 días. Después, estos valores se mantienen constantes desde septiembre hasta el final del año 2010. Por el contrario, desde el inicio del 2011 en adelante se observa una disminución de los valores, cercano a 0,3, lo que significaría que a partir de dicha fecha la formación de los circuli se produce aproximadamente cada 3 días o más.

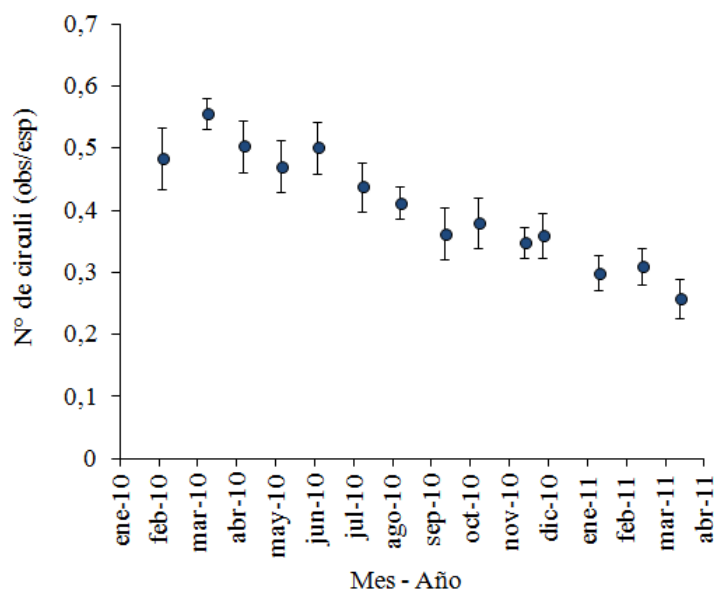


Figura V.7. Cociente del entre número de circuli observados/esperados a lo largo de los meses de muestreo. Se presentan sus valores medios y desvíos estándar.

Formación de los annuli.

Con el fin de establecer el momento del año en que se forma el primer annulus se analizaron un total de 1625 escamas de 231 ejemplares correspondientes a la cohorte referida previamente. En la figura V.8 se presenta la proporción de escamas que presentan dicha marca de crecimiento (R_1) en función de los meses en que se capturaron los individuos analizados del año 2010. El R_1 fue registrado en 780 escamas pertenecientes a 112 ejemplares, las cuales representaron el 45,7% de la totalidad de las muestras procesadas. La figura muestra que desde febrero hasta abril del 2010 no se observaron individuos con escamas que presenten el R_1 . Esta situación se modificó a partir del mes de mayo cuando se registró el R_1 en el 9% de los ejemplares analizados. Posteriormente, en los sucesivos meses dicho porcentaje fue incrementando hasta llegar a un 50% en agosto y a un 100% en el mes de octubre, valor que se mantiene para el resto de los meses del año. Asimismo, en este gráfico también se observa el modelo logístico junto con la ecuación y los respectivos parámetros de ajuste ($r^2 = 0,99$; $P < 0,01$).

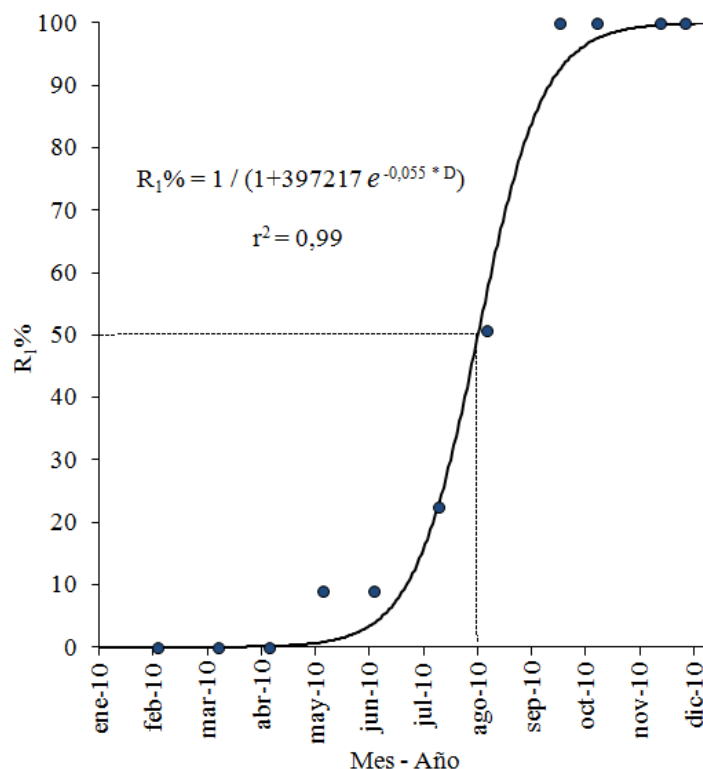


Figura V.8. Proporción de escamas que presentan marca de crecimiento (R_1) desarrollado, en función de los meses en que fueron colectadas durante el año 2010. Los círculos azules representan los datos registrados; la línea sólida muestra el modelo ajustado a dichos datos ($r^2 = 0,99$); la intersección entre las líneas de puntos se refiere a la fecha (20 de Agosto de 2010) cuando el modelo asume que 50% de los peces presentan R_1 .

En base a las mediciones realizadas sobre las 760 escamas correspondientes a 112 ejemplares que presentaron R_1 formado, en la figura V.9 se presenta la distribución de frecuencia de las distancias desde el foco al anillo 1. Además, a esta distribución se le ajustó una curva normal mediante mínimos cuadrados con el objetivo de obtener el tamaño medio del R_1 y su desvío estándar ($r^2 = 0,96$; $P < 0,01$), resultando que el valor promedio de la distancia entre el R_1 y el foco es de $4,91 \pm 0,86$ mm.

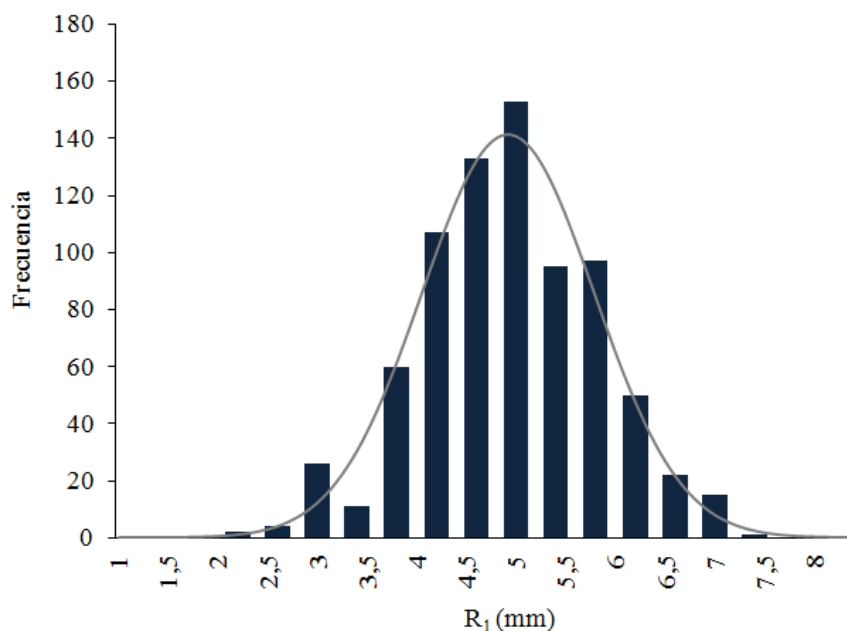


Gráfico V.9. Distribución de frecuencia de las mediciones obtenidas de la marca de crecimiento (R_1).

Las barras azules corresponden a los datos registrados; la línea gris representa el modelo ajustado a los datos.

En la figura V.10 se presenta el R_{Tprom} calculado para cada individuo analizado en función de su talla corporal (L_T). El modelo que mejor explicó la relación existente entre ambas variables fue de tipo potencial ($r^2 = 0,99$; $P < 0,01$). En base a esta función se efectuó el retrocálculo de las L_T de los individuos al formar el R_1 . El promedio de estos valores fue de $173,12 \pm 23$. Por lo tanto en alrededor de 11 meses desde su nacimiento las carpas de los Humedales de Ajó alcanzan la talla promedio indicada.

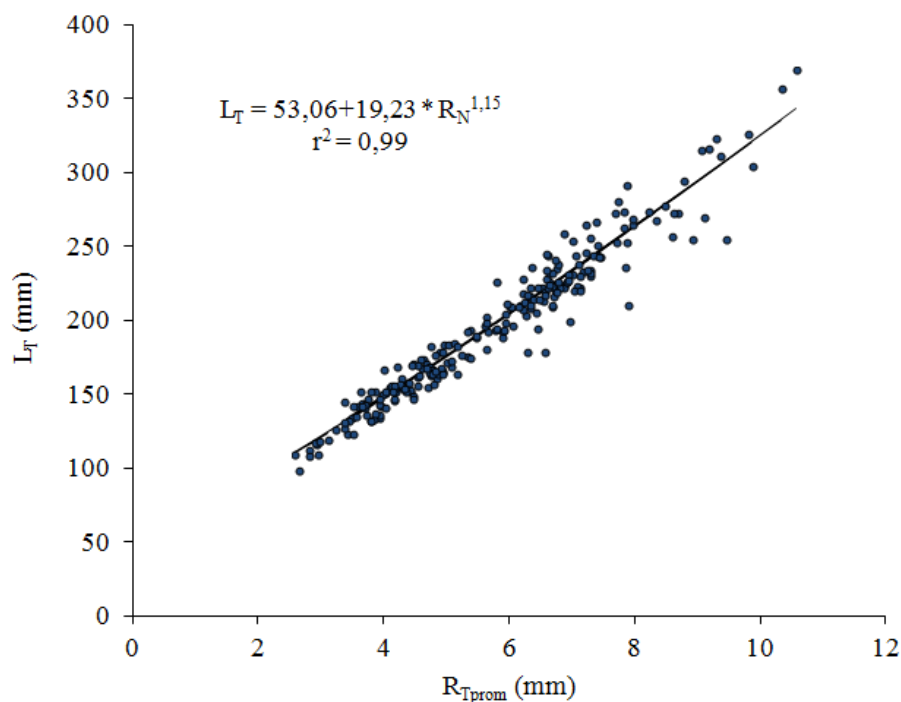


Figura V.10. Regresión de la relación entre la talla y el radio promedio de la escama (L_T - R_{Tprom}). Los círculos azules representan los valores de L_T para cada individuo en función de su R_{Tprom} ; la línea sólida negra representa el modelo potencial ajustado a los datos ($r^2=0,99$) junto con la ecuación de la función, en donde L_T representa talla estimada y R_N el radio de la escama.

Lectura de otolitos.

Los procedimientos efectuados sobre los otolitos no arrojaron los resultados esperados, debido a que no fue posible determinar de manera precisa las marcas de crecimiento anuales de los ejemplares. Ninguna de las dos metodologías aplicadas permitió obtener datos fiables. Este resultado se observó para ambos grupos de tallas, incluso los asterisci de los individuos del grupo de tallas menores no pudieron ser leídos con claridad.

Estos resultados muestran que, aplicando las estas técnicas descriptas (otolitos enteros), los otolitos no son un buen método para identificar marcas de crecimiento en la población de carpas presentes en los Humedales de Ajó.

V.4. Discusión.

Los resultados presentados en este capítulo evidencian que la carpa común dentro del área de referencia exhibe un crecimiento con un patrón estacional marcado para el primer año, caracterizado por ser mayor durante los meses cálidos con respecto a los meses fríos, alcanzando los 200 mm al año de vida. Estas conclusiones provienen gracias a que se realizó un seguimiento mensual de una cohorte de individuos jóvenes de edad 0+ durante un lapso de 14 meses consecutivos, registrándose su incremento tanto en su talla corporal (L_T) como en sus escamas. El hecho que la carpa común exhiba un crecimiento de periodicidad estacional no es de sorprender ya que los peces son organismos poiquilotermos, por lo tanto sus tasas de desarrollo y crecimiento se encuentran altamente influenciadas por la temperatura (Bone & Moore, 2008). Este resultado se encuentra en concordancia con el patrón de crecimiento observado para otros integrantes del ensamble de peces de la región pampeana como son el pejerrey (*O. bonariensis*) (Sendra & Colautti, 1997) y la tararira (*H. malabaricus*) (Balboni et al., 2011), indicando que a pesar de su carácter de organismo exótico su crecimiento no difiere del registrado para las especies autóctonas de la zona. En concordancia con lo expuesto, López Cazorla & Pizarro (2000) para ambientes del sur de la provincia alcanzaron conclusiones semejantes, indicando que el crecimiento de la especie es mínimo durante el mes de agosto. Por su parte, Colautti & Freyre (2001) indicaron que crecimiento de la carpa común en diferentes ambientes de la provincia de Buenos Aires está condicionado globalmente por la estacionalidad climática, alcanzando la máxima velocidad durante los meses cálidos. Cabe destacar que este tipo de crecimiento estacional concuerda con lo indicado por otros autores para los peces en regiones templadas en general (Bone & Moore, 2008) y para la carpa común en particular (Prochelle & Campos, 1985; Crivelli, 1981; Fernández Delgado, 1990; Tempero et al., 2006).

Otro aspecto a remarcar del seguimiento de la cohorte de juveniles de carpa común muestra que los especímenes que habitan la zona alcanzan una L_T media de $214,38 \pm 23$ mm para el primer año de vida (sep-2010) (Tabla V.1), resultado que es similar cuando lo comparamos con la clase de

edad +1 registrada por López Cazorla & Pizarro (2000) (200 ± 54 mm) y a la calculada de manera empírica por Colautti & Freyre (2001) ($193,78 \pm 20$ mm). Es importante notar que estos resultados se encuentran dentro del rango reportado para la talla del primer año de vida por distintos autores, variando entre 100-334 mm (Crivelli, 1981; Fernández Delgado, 1990; Villizi & Walker, 1999a; Tempero et al., 2006; Winker et al., 2011). Sin embargo, como ya fue indicado por Colautti & Freyre (2001), estos valores se ubican por encima de la talla media registrada en la bibliografía para la especie en regiones templadas, siendo similar a lo observado en zonas tropicales. Dichos autores vincularon este crecimiento rápido dentro de la zona con lo observado por Fernández Delgado (1990), el cuál indicó que en base a su posición latitudinal la región pampeana es adecuada para un crecimiento rápido de la especie. Es importante destacar que este rápido crecimiento le permitiría a la carpa común disminuir el posible efecto de la depredación en sólo el primer año de vida por parte de especies ictiófagas de la zona tales como el bagre sapo (*R. quelen*), la tararira (*H. malabaricus*) y del biguá (*Phalacrocorax olivaceus*), ya que al cabo de dicho período presentarían tallas superiores a las que pueden consumir las especies referidas.

En este capítulo se muestra que la determinación de las marcas de crecimiento en las estructuras duras extraídas de los ejemplares del área referida es problemática, lo que produjo que las estimaciones fueran poco confiables e inexactas. Estos inconvenientes se registraron tanto en las escamas de los individuos de más de un año de edad, grupo de tallas mayores $L_T > 350$ mm, como en los otolitos de ambos grupos de tallas. Estas conclusiones difieren a las alcanzadas por otros autores utilizando metodologías similares para el caso de las escamas (López Cazorla & Pizarro, 2000; Colautti & Freyre, 2001) y para los otolitos (Villizi & Walker, 1999a; Winker et al., 2010; 2011), donde ambas estructuras se utilizaron para estimaciones de edad y crecimiento para individuos mayores de un año de edad con éxito. Estas discrepancias podrían ser explicadas por la influencia del ambiente sobre los peces, dado que ha sido reportado que ciertos eventos puntuales ocurridos en el ambiente como la baja concentración de oxígeno, períodos de inanición, el desove, variaciones en la temperatura y fluctuaciones en el nivel de agua pueden producir “marcas falsas o

pseudoannuli” tanto en escamas como en otolitos (Ottaway & Simkiss, 1977; Villizi & Walker, 1999a; Weyl & Booth, 1999; Jackson & Quist, 2007). En el caso de las escamas, López Cazorla & Pizarro (2000), realizaron los análisis a los ejemplares de carpa común presentes en los canales de drenaje del sistema irrigación del valle inferior del Río Colorado, ambientes hidrológicamente estables en donde el agua se mantiene de manera artificial a lo largo de todo el año (Sidorkewicz et al., 1998) Asimismo, los análisis de Colautti & Freyre (2001) se efectuaron en una laguna pampeana, cuerpo de agua considerado como un ambiente inestable desde el punto de vista hidrológico dado que su nivel hídrico está sujeto por orden de importancia al régimen de lluvias, de evaporación y la altura del nivel freático (Dangavs et al., 1990; Colautti, 1997). Sin embargo, esas fluctuaciones del nivel hidrométrico debido a la morfología del sistema acuático no afectarían de manera tan marcada a los ejemplares de carpa común que los ocupan. De la misma manera, en el caso de los otolitos (asterisci) los estudios de Villizi & Walker (1999a) y Winker et al. (2010) se efectuaron, de manera respectiva, en ríos de Australia y en diferentes embalses de Sudáfrica, ambientes de mayor estabilidad hídrica cuando son comparados con el sitio en donde se efectuó la presente tesis doctoral. Los Humedales de Ajó, se caracterizan por ser ambientes sumamente inestables, presentando oscilaciones de casi 70 cm en el nivel hídrico de los CA en un período de un año (Capítulo II). Estas fluctuaciones asociadas al suave gradiente topográfico del terreno generan la aparición de nuevos ambientes carácter semipermanente, los AN, durante los períodos de aguas altas y la existencia de agua solamente en los CA en los períodos de seca. De este modo la disponibilidad de ambientes acuáticos puede cambiar en varios órdenes de magnitud dependiendo de la situación hidrológica reinante. Los AN evidentemente son aprovechados por esta especie para dispersarse aprovechando la disponibilidad de nuevos hábitats y de recursos, situación que fue evidenciada por la relación potencial negativa entre las $CPUE_N$ y la variación de los niveles hidrométricos en los CA (Capítulo II) y por el incremento de los K_N durante el período de inundación (Capítulo III). En este sentido, está ampliamente documentado que los comportamientos migratorios de esta especie están regulados por variaciones estacionales como la temperatura y el

evento reproductivo, como también por el alimento (Hladik & Kubecka, 2003; Bauer & Schlott, 2006; Penne & Pierce, 2006; Stuart & Jones, 2006a; 2006b). Esta dinámica de comportamiento acoplada a los pulsos de fluctuación hidrológicos podría interferir en el proceso de marcado periódico de las estructuras calcáreas, generando falsas marcas en estiajes prolongados y series de crecimiento rápido durante los pulsos de inundación independientemente del momento del año. Dado que la formación de dichas marcas está regulada por variaciones en el metabolismo de calcio, el cual está controlado por factores como la alimentación y la temperatura (Bagenal & Tesch, 1978; Campana, 1999; Ibañez et al., 2008), dichos efectos podrían estar solapando con las fluctuaciones estacionales propias de esta zona templada, produciendo marcas de diferente naturaleza en las estructuras determinando que resulte complicado reconocer las marcas de crecimiento en las estructuras duras. Este fenómeno obviamente sería más acentuado en los ejemplares de mayor edad que estuvieron sujetos mayor cantidad de veces a las variaciones referidas. Por esta razón, en los individuos de menor talla ($L_T < 350$ mm), el reconocimiento del annulus en las escamas fue menos problemático que para el caso de los de mayor tamaño ($L_T > 350$ mm). Los resultados adversos obtenidos con el uso de los otolitos para ambos grupos de tallas indican que se hace necesario probar otras metodologías para poder alcanzar dataciones precisas para la especie en el área de referencia.

Con respecto al análisis lepidológico, el conteo de los circuli a lo largo del tiempo arrojó que los mismos no presentan una periodicidad de formación diaria. Por el contrario, se registró que durante el 2010 la depositación de los circuli ocurre aproximadamente cada 2 o 3 días, mientras que para el inicio del 2011 cada 3 días o más. Cabe mencionar que, para ciertos períodos del 2010, se observó que la depositación de los circuli concuerda con el patrón estacional registrado para el incremento de tallas (Figura V.5), ya que durante los meses fríos de dicho año la periodicidad disminuye con el tiempo (jun-10 a ago-10), mientras que durante los meses más cálidos los valores de depositación se mantienen constantes a lo largo del tiempo (sep-2010 a dic-2010) (Figura V.7). En este sentido, la bibliografía indica que en los peces silvestres la tasa media de depositación de

los circuli y el espaciado entre los mismos está positivamente correlacionado con su tasa de crecimiento, la cual está influenciada por factores estacionales como la temperatura y por la alimentación (Bagenal & Tesch, 1978; Skurdal & Andersen, 1985; Fisher & Pearcy, 1990; 2005; Ibañez et al., 2008). En base a lo mencionado, en los meses de mayor temperatura la tasa de depositación de los circuli es más elevada, generando un espaciado mayor entre los circuli que permitiría un reconocimiento más sencillo de los mismos. Por el contrario, en el caso de los meses más fríos la tasa de formación de los circuli sería más baja, generando un patrón según el cual la distancia entre los mismos es menor llegando al mínimo en el momento de la formación del annulus. Esta situación produciría una superposición de los circuli, lo cual genera que el conteo sea más difícil para el observador subestimando el número de los mismos.

Con respecto a la periodicidad y momento del año en que se forma el primer annulus, ello tiene lugar una vez al año y a mediados del invierno. Estos resultados coinciden con lo obtenido tanto para el seguimiento de las tallas como para la depositación de circuli (Figuras V.5 y V.7), ya que durante los meses más fríos disminuye el crecimiento en largo y es cuando la depositación de los circuli supera los 3 días, produciendo un agrupamiento de los circuli y generando el annulus. La periodicidad y el momento del año en que se forma el annulus en las escamas en este estudio, está de acuerdo a lo obtenido por otros autores para otros ambientes de la provincia de Buenos Aires (López Cazorla & Pizarro 2000; Colautti & Freyre, 2001). Cabe remarcar que el caso de Colautti & Freyre (2001) la fecha de formación del primer anillo no fue obtenida en forma práctica sino que fue calculada de manera empírica, lo cual se debió a que en los relevamientos ictiológicos realizados la captura de individuos 0+ y 1+ fue escaso. Asimismo, al comparar con estudios similares en zonas templadas alrededor del mundo (hemisferio norte y sur), dichos estudios concuerdan con los resultados presentados (Crivelli, 1981; Fernández Delgado, 1990; Villizi & Walker, 1999a; Tempero et al., 2006; Sedaghat et al., 2013).

Finalmente, para efectuar el retro-cálculo de tallas de los ejemplares capturados a través del R_T sus escamas se utilizó un modelo potencial. Estos hallazgos son similares a los reportados por en

nuestro país por Colautti & Freyre (2001) y por otros autores en otras partes del mundo (Oliva, 1955; Crivelli, 1981) en donde también el modelo que mejor ajustó a la relación entre la talla y el radio de la escama fue uno potencial. Sin embargo, esto difirió a lo obtenido por López Cazorla & Pizarro (2000) y por otros autores (Prochelle & Campos, 1985; Fernández Delgado, 1990), los cuales indicaron que el mejor ajuste proviene de una función lineal entre dicha relación. Teniendo en cuenta los resultados, la relación entre el crecimiento de la talla del individuo (L_T) y el radio de la escama (R_T) es alométrico, motivo por el cual se seleccionó la curva potencial modificada para el retro-cálculo de tallas debido que la misma arroja estimaciones más precisas por tener en cuenta dicho crecimiento alométrico (Colautti & Freyre, 2001). Así, la talla promedio retro-calculada al momento de la formación R_1 obtenida alcanzó los 173,12 mm, coincidente con el rango de tallas registrados para agosto 2010 (Tabla V.1 L_T 157,46-225,88 mm), momento del año en el cual se forma dicho anillo. A su vez, como ya fue mencionado, estos valores se encuentran dentro de los rangos de tallas obtenidos por otros autores realizados en la zona para la clase de edad +1 (López Cazorla & Pizarro, 2000; Colautti & Freyre, 2001).

A pesar de que los Humedales de Ajó presentan rasgos ambientales particulares (morfología, latitud, limnología, entre otros), y distintos a otros ambientes del país, proporcionan condiciones favorables para el crecimiento de la carpa común.

CAPÍTULO VI.



-ALIMENTACIÓN

CAPÍTULO VI. Alimentación.

VI.1. Introducción.

La cantidad de energía que ingresa al individuo en forma de nutrientes asociada a la actividad alimenticia está en íntima asociación con la condición, la reproducción y el crecimiento de los peces. Esta energía se distribuye dentro del organismo, dependiendo de las necesidades y el momento del ciclo de vida, destinándose principalmente hacia el metabolismo basal, la reproducción y el crecimiento somático (Bone & Moore, 2008; Jaramillo Londoño, 2009). La forma en que los peces obtienen los nutrientes está asociada con sus hábitos alimenticios, los que dependen de la biología particular de la especie y, en buena medida, de los recursos disponibles en el ambiente. En este sentido, los regímenes o estrategias alimenticias de los peces se clasifican dependiendo del rango trófico, identificándose como organismos especialistas o generalistas (Kamil et al., 19887). Es importante destacar que en algunos casos los peces pueden presentar una estrategia especialista durante una estación del año, mientras que durante otra, al variar la disponibilidad de un recurso, pueden modificar sus hábitos a generalistas (Jaramillo Londoño, 2009).

Los estudios de la dieta de los peces deben estar enfocados en responder preguntas esenciales como de qué, cuándo, dónde y cuánto se alimentan (Wootton, 1999). La información que brinda el análisis de la dieta de los peces es un aspecto biológico esencial para comprender de qué manera los organismos interactúan con el resto de los componentes bióticos y abióticos del ambiente que los rodea, lo que es crucial para entender el rol ecológico que juegan dentro del ecosistema. El reconocimiento de los componentes dietarios de una especie y la importancia relativa de cada uno de ellos en la dieta permite identificar el origen de los recursos alimentarios que la sustentan (Windel & Bowen, 1978), que en el caso de una especie exótica resulta fundamental cuando se pretenden delinear medidas de manejo.

Los estudios de dieta y los hábitos alimenticios de los peces, comúnmente se llevan a cabo mediante la disección del tubo digestivo y su posterior análisis en el laboratorio (Hyslop, 1980).

Este procedimiento se ha utilizado ampliamente para conocer los hábitos alimenticios de una especie en particular (Amundsen et al., 1996; García-Berthou, 2001; Jaramillo Londoño, 2009; Saika & Das, 2009; Rennó Braga et al., 2012), ya que el estudio de los tractos digestivos es a menudo la única manera de acceder a la ecología alimenticia de un organismo.

En el caso de la carpa común, debido a su extensa distribución y su condición de especie plaga en la mayoría de los sistemas naturales donde se encuentra, su dieta se ha estudiado ampliamente (Crivelli, 1981; García-Berthou, 2001; Khan, 2003; Saikia & Das, 2009; Singh et al., 2010; Zambrano et al., 2010), indicando que la especie posee una dieta omnívora y generalista. En Argentina en particular, Sidorkewicz et al. (1998) realizaron experimentos con el fin de registrar la interacción entre la carpa común y la vegetación acuática en canales de irrigación asociados al Río Colorado, detectando que la especie exhibe hábitos de herbivoría. Por su parte, Colautti & Remes Lenicov (2001) en una laguna pampeana asociada a la Cuenca del Río Salado, concluyeron que la carpa presenta un amplio espectro trófico, ingiriendo ítems tanto de origen vegetal como animal y que está asociada principalmente al bentos e influenciada por la disponibilidad de los diferentes ítems alimentarios. Estos trabajos representan la escasa bibliografía existente sobre estudios de alimentación en nuestro país, información que es insuficiente si se considera la versatilidad alimenticia que la especie exhibe (Sibbing et al., 1986; Koehn, 2004; García-Berthou, 2001; Manon & Hossain, 2011), y su amplia distribución en la Argentina. Por tal motivo, resulta necesario expandir los conocimientos sobre la dieta de este organismo exótico dentro de los diferentes cuerpos de agua que la especie ha colonizado en Argentina y entender cómo se relaciona con el resto de los componentes del ecosistema.

El objetivo de este capítulo es conocer la dieta de la carpa común dentro de los Humedales de Ajó, analizando la dinámica temporal de la intensidad alimenticia junto con los ítems consumidos, considerando factores extrínsecos tales como la estacionalidad y los períodos hidrológicos del área, como también el efecto sobre la condición y el sexo de los individuos.

VI.2. Materiales y métodos.

Debido a que la carpa común carece de un estómago bien diferenciado (Curry, 1939; Junger et al., 1989), los análisis de la dieta se efectuaron en el tercio anterior del tracto digestivo, abarcando la sección que va desde el esófago hasta el final del bulbo intestinal, lo que corresponde a la primera curvatura del tubo intestinal alojado dentro de la cavidad celómica (Figura VI.1). Esta metodología ya ha sido utilizada para la especie por distintos autores tanto en ambientes de nuestro país (Colautti & Remes Lenicov, 2001) como en otros lugares del mundo con resultados satisfactorios (Khan, 2003; Saika & Das, 2009).

VI.2.1-Estados e índices de repleción.

A los tubos digestivos extraídos de los ejemplares procesados se les asignó un estado de repleción en base a la turgencia ocasionada por la presencia de alimento en su interior (Hyslop, 1980), en un rango de 0-3 (Figura VI.1).

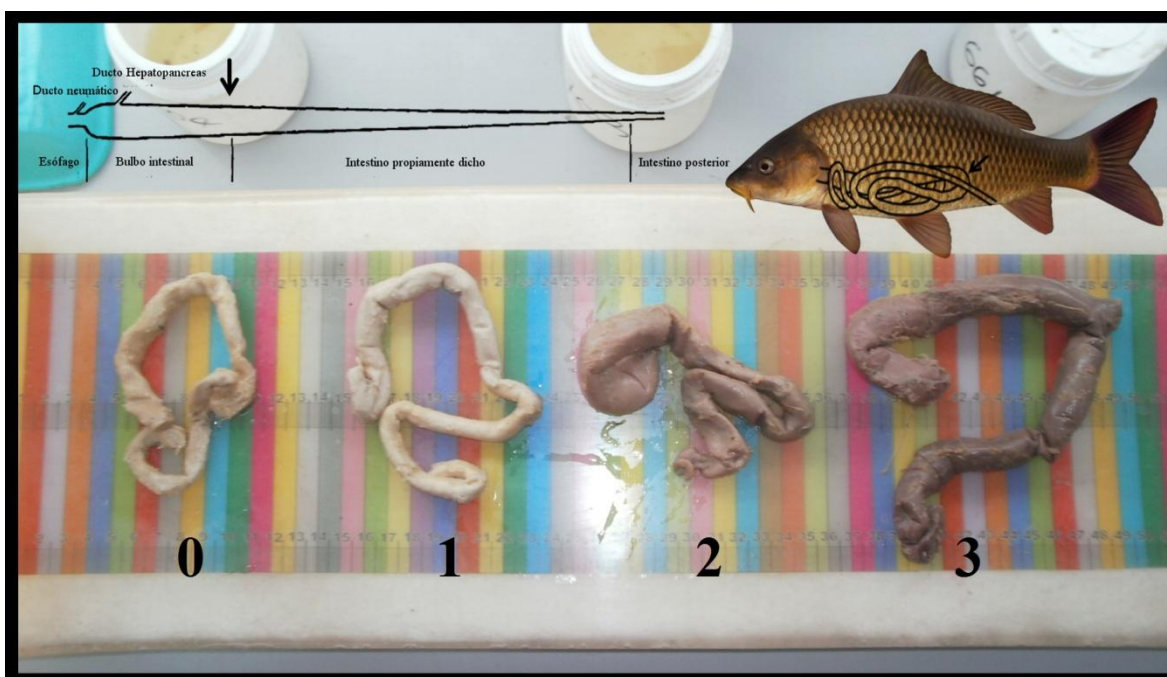


Figura VI.1. Diagrama del tubo digestivo de la carpa tomado de Junger et al. (1989), indicando la porción analizada y la ubicación dentro de la cavidad abdominal de la carpa. Estados de repleción, de izquierda a derecha en orden creciente (0-3).

Debido a que las variaciones en los estados de repleción o en el peso de los tubos digestivos a lo largo del año son indicadores de diferencias en la “intensidad alimenticia” de una especie (Man & Hodgkinss, 1977), los tractos digestivos de todos los individuos colectados se organizaron en base al mes en que se capturaron y, luego, se determinó el ritmo de comportamiento alimenticio a través del análisis mensual de los porcentajes de los estados de repleción asignados ($R_M\%$) y de cálculo del índice de repleción o de llenado (I_R) (Hyslop, 1980; Vicent, 1998; Jaramillo Londoño, 2009). Dicho índice (I_R) se obtiene como:

$$I_R = W_{TD} / W_{Ev} * 100$$

donde, W_{TD} es el peso del tracto digestivo y W_{Ev} es el peso eviscerado de los ejemplares capturados; cabe destacar que estos resultados se presentaron en forma de valores medios mensuales.

Los resultados obtenidos para $R_M\%$ y I_R a lo largo de cada uno de los meses de muestreo se graficaron en función del tiempo, luego con el fin de constatar en qué biotopo los ejemplares se alimentaron más, se discriminaron los tubos digestivos de los individuos en base así se capturaron en CA (Sequía), CA (Inundación) o AN. En el caso de los valores de I_R se efectuó un ANOVA de dos vías con el objetivo de testear diferencias en la intensidad de alimentación de los ejemplares entre ambientes y sexos ($P < 0,01$). En el caso que el análisis mostró diferencias significativas se realizó el test *a posteriori* de Tukey (Zar, 1999). Para efectuar los análisis se utilizó el programa estadístico STATISTICA versión 8.0 (Stat Soft, 2007). Los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas se evaluaron en todos los casos usando el test de Kolmogorov-Smirnov y de Bartlett, respectivamente. Finalmente, con el propósito de analizar si la intensidad de la alimentación estuvo relacionada con el nivel hidrométrico y si esto evidenciaba la condición de los peces, los registros de I_R se graficaron junto con la profundidad de los CA y con los promedios mensuales de K_N obtenidos a lo largo del período de muestreo (Capítulo III).

VI.2.2-Reconocimiento de ítems alimentarios.

En el laboratorio se analizaron los tubos digestivos de los ejemplares disecados. Esta tarea se efectuó sobre ejemplares adultos provenientes del grupo de individuos de tallas grandes ($L_T >$

350 mm) previamente definidos (Capítulo II). Para realizar el análisis de la dieta, se examinaron cuando fue posible un mínimo de 5 tractos digestivos de cada mes con el fin de abarcar todo el período de muestreo. El procedimiento llevado a cabo consistió en realizar un lavado del tubo y llevar el contenido consumido por la especie a un volumen conocido, luego se homogeneizó la muestra mediante un agitador magnético (Precytec AE29-4984) desde donde se tomó una submuestra de 1 ml mediante una pipeta milimetrada. Después, la muestra se observó bajo lupa estereoscópica con un anexo 2X (Olympus SZ61), discriminando si los ítems consumidos eran de origen vegetal o animal. En el primer caso, se diferenció siempre que fue posible entre restos vegetales y restos de semillas, mientras que en el segundo las presas se identificaron hasta el mínimo nivel taxonómico que fue posible. Es importante notar que dentro de los ítems restos vegetales y restos de artrópodos se reconocieron fragmentos de origen acuático y terrestre en diferente grado de digestión en cada caso, los cuales para realizar los análisis se agruparon de manera conjunta. Posteriormente, los ítems reconocidos se cuantificaron volumétricamente a través de una cámara milimetrada (Figura VI.2) (Hellawell & Abel, 1970). Una vez determinados los componentes dietarios junto con sus respectivos volúmenes en 1 ml se extrapoló al resto del volumen de la muestra, cabe remarcar que todo el procedimiento se realizó por triplicado.



Figura VI.2. Materiales de óptica, elementos de disección y cámaras de conteo del Laboratorio de Ecología de Peces (ILPLA) utilizados para los análisis de la dieta que se presentan en este capítulo.

Considerando el total de tractos digestivos analizados se estimó la composición porcentual de ítems consumidos en base al volumen calculado de cada ítem alimentario, obteniéndose una estimación general y por biotopo.

VI.2.3-Estrategia alimentaria.

Con el fin de comparar los componentes consumidos y sus abundancias relativas se discriminaron los tubos digestivos en base a si provenían de CA (Sequía), CA (Inundación) o AN. Posteriormente, se determinó la estrategia alimentaria de la carpa común dependiendo de cada uno de los biotopos considerados mediante el método gráfico de Costello (1990) modificado por Amundsen et al. (1996). Este procedimiento considera las dos medidas que usualmente se utilizan en la descripción de la dieta basadas en contenidos digestivos (Hyslop, 1980; Mohan & Sankaran, 1988; Amundsen et al., 1996):

1- Frecuencia de ocurrencia relativa de un ítem alimentario (F_i): definida como el número de tubos digestivos en los que se detecta un ítem alimentario dado, expresado como la frecuencia del total de los tractos en los que el ítem está presente. Esta puede ser expresada en forma porcentual y su expresión en forma matemática se calcula como:

$$F_i\% = (N_i / N_T) * 100$$

donde N_i es el número de contenidos digestivos con el ítem i presente y N_T es el número de contenidos estudiados.

2- Abundancia específica de la presa (P_i): detallada como el porcentaje de una presa (expresado en forma de volumen, peso o número) considerando todos los contenidos digestivos que presentan dicha presa, en términos matemáticos se expresa como:

$$P_i = (\Sigma S_i / \Sigma S_T) * 100$$

donde S_i es el contenido digestivo con la presa i presente (volumen) y S_T es el contenido total de los tractos digestivos que consumieron a dicha presa.

Se utilizó el análisis de similitud -ANOSIM- no paramétrico, de una vía, basado en permutaciones (Clarke & Warwick, 2005), con el fin de establecer si existieron diferencias

significativas en la composición de la dieta entre los biotopos (CA y AN) y períodos hidrológicos (Sequía e Inundación) reconocidos. Este método consiste en un análisis de similitud no paramétrico que compara el ranking de semejanza promedio dentro de los grupos o factores previamente definidos con la similitud del ranking promedio entre dichos agrupamientos. El ANOSIM proporciona el estadístico R empleado para establecer la similitud o disimilitud entre agrupamientos y su probabilidad asociada. El rango de oscilación de los valores de R va de -1 a 1, un valor cercano a 0 indica que no hay diferencias entre grupos, mientras que un valor cercano a -1 o 1 indica que hay diferencias entre los mismos. Esta metodología se utilizó para probar la hipótesis nula de que no se observan diferencias entre la composición de los ítems alimentarios de la dieta de la carpa común dentro de los CA (Sequía), CA (Inundación) y AN. Para ello, se construyó una matriz de similitud (índice de Bray-Curtis) con las abundancias relativas, previamente transformadas ($\log X + 1$), de cada ítem consumido.

ANOSIM sólo indica si las biotopos seleccionados difieren en la composición de los ítems alimentarios de la dieta sin hacer referencia a cuales ítems ocasionan dichas diferencias. Por tal motivo, con el fin de establecer qué ítems alimentarios de la dieta de la carpa común son los más importantes en generar las similitudes de la alimentación dentro de cada biotopo, y las diferencias entre los biotopos se empleó el análisis de similitud porcentual -SIMPER- (Clarke, 1993). Este procedimiento compara cada ítem consumido de un grupo con el del otro, e identifica los “ítems o presas discriminantes” (aportan con más del 10% a la disimilitud entre ambientes) (Clarke & Warwick, 2001). Este análisis, al igual que el anterior, se realizó utilizando el coeficiente de similitud de Bray Curtis como medida de (dis)similitud (Bray & Curtis, 1954)

Para efectuar los análisis multivariados se utilizó el programa estadístico PRIMER-E versión 6.1.6 (Clarke & Gorley, 2006).

VI.3. Resultados.

Se analizaron 871 tubos digestivos a los que se les asignaron diferentes estados de repleción y se les calculó los $R_M\%$ y el I_R , que fueron graficados a lo largo de los 24 meses (Figura VI.3). Se observó que la dinámica de la intensidad alimenticia de los ejemplares de carpa común se caracterizó por presentar un patrón de tipo estacional, donde los ejemplares se alimentaron más activamente en la primavera y el verano, con el máximo en primavera. Estos resultados se registraron especialmente para los $R_M\%$, detectándose mayor porcentaje de tractos digestivos con estados de repleción elevados en octubre-2009 y noviembre-2010. Para el I_R se observaron los registros máximos en octubre-2009 y en agosto-2010. Este patrón de periodicidad se detectó con fluctuaciones similares en ambos ciclos anuales, sin embargo, es importante subrayar que los ejemplares de carpa común se alimentaron más durante el 2010 (Figura VI.3).

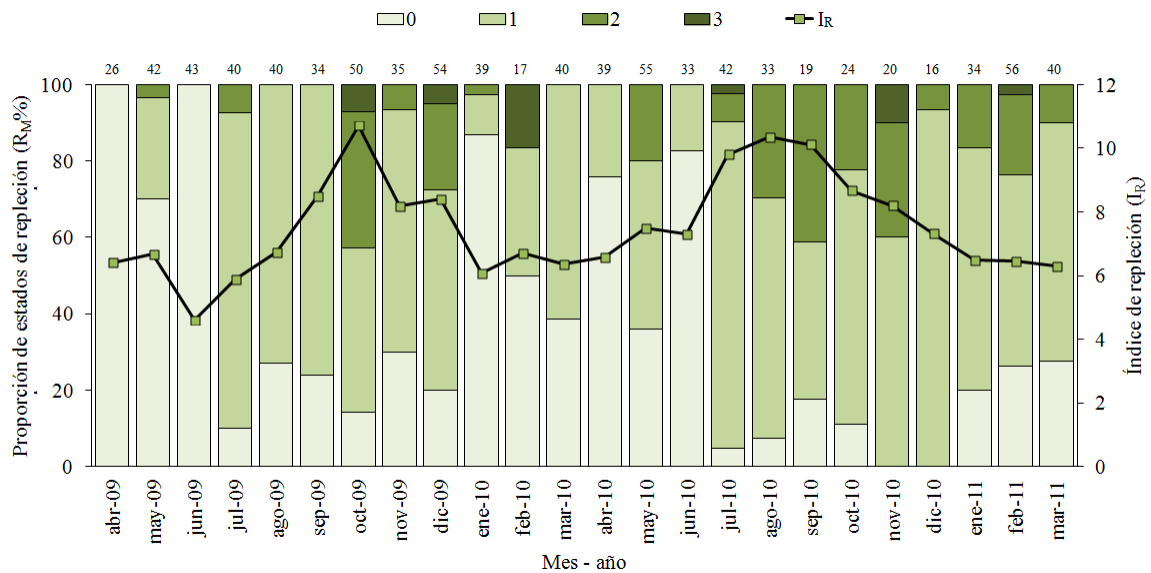


Figura VI.3. Proporción de estados de repleción - $R_M\%$ - (0-3), junto con los valores medios mensuales del índice de repleción (I_R) a lo largo del estudio. Los valores por encima de las barras indican el número de tractos analizados por mes de muestreo.

Al presentar los $R_M\%$ discriminando los tubos digestivos por ambiente, se observó claramente que en los AN los peces se alimentaron con mayor intensidad, seguidos por CA (Inundación) y, por último, por aquellos presentes en CA (Sequía) (Figura VI.4).

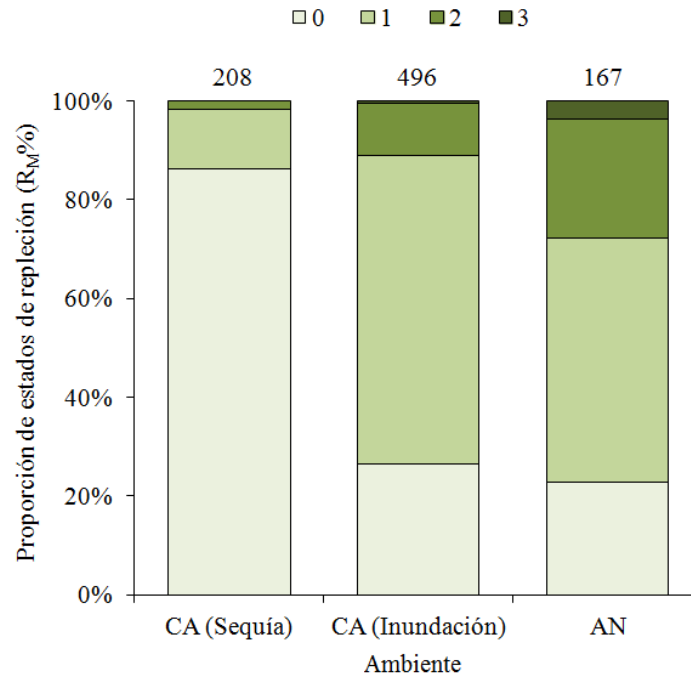


Figura VI.4. Proporción de estados de repleción - $R_M\%$ - (0-3) y número de tractos digestivos analizados en cada uno de los ambientes. Los valores ubicados sobre las barras indican el número de tractos digestivos por ambiente.

Al analizar los valores de I_R considerando el efecto del ambiente y del sexo, los resultados señalaron que la intensidad alimenticia fue diferente con respecto al ambiente (ANOVA; $F = 45,44$; $P < 0,01$), pero no existieron diferencias significativas con relación al sexo (ANOVA; $F = 3,89$; $P > 0,01$) y sin interacción entre las variables consideradas (Tabla VI.1). El test *a posteriori* mostró que los ejemplares de CA (Sequía) registraron valores de I_R menores con respecto a los individuos de CA (Inundación) y de AN.

Tabla VI.1. Resultados de las pruebas de ANOVA de dos vías comparando los índices de repleción I_R de los ejemplares capturados entre ambientes -CA (Sequía), CA (Inundación) y AN- y sexo -H y M-.

Fuente de variación	GL	CM	F	P
Ambiente	2	299,15	45,422	0,000*
Sexo	1	25,64	3,893	0,048
Ambiente*Sexo	2	3,34	0,507	0,602
Error	865	6,59		

Se observó que sin importar el ambiente considerado las hembras siempre presentaron una mayor turgencia en sus tractos digestivos que los machos, sin embargo, esas diferencias no fueron significativas ($P > 0.01$) (Figura VI.5).

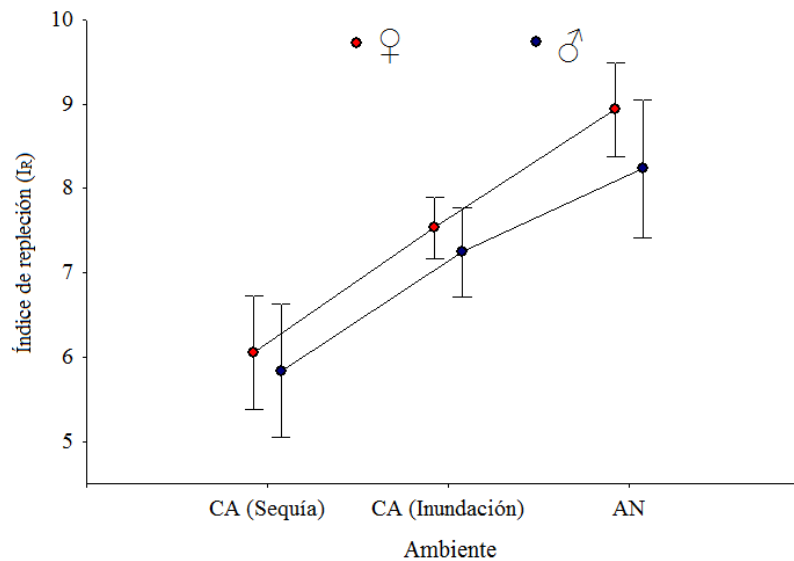


Figura VI.5. Valores medios del índice de repleción medio mensual (I_R) y sus respectivos desvíos estándar para cada ambiente y sexo. Círculos rojos representan a las hembras y círculos azules a los machos.

Al observar detenidamente la variación de los I_R a lo largo del estudio (Figura VI.3), se detectó un patrón de fluctuación similar a los resultados presentados previamente con respecto a la condición de los individuos (K_N) asociada a la oscilación de la profundidad de los CA (Capítulo III); motivo por el que se graficaron las variables mencionadas de manera conjunta con los períodos

hídricos identificados (Figura VI.6). Los patrones de oscilación obtenidos se encontraron prácticamente solapados, hecho que deja en manifiesto que en los meses que el ambiente disponible era CA (Sequía) la intensidad de alimentación y los valores de K_N fueron bajos. Por el contrario, al incrementarse los niveles e inundarse las zonas aledañas formándose los AN, se aumentó la intensidad alimenticia que se reflejó en un incremento en la K_N . No obstante, es importante remarcar que este aumento de la condición ocurrió dos meses después de los registros máximos de profundidad e intensidad alimenticia, este desfase se detectó en la primavera de ambos ciclos anuales.

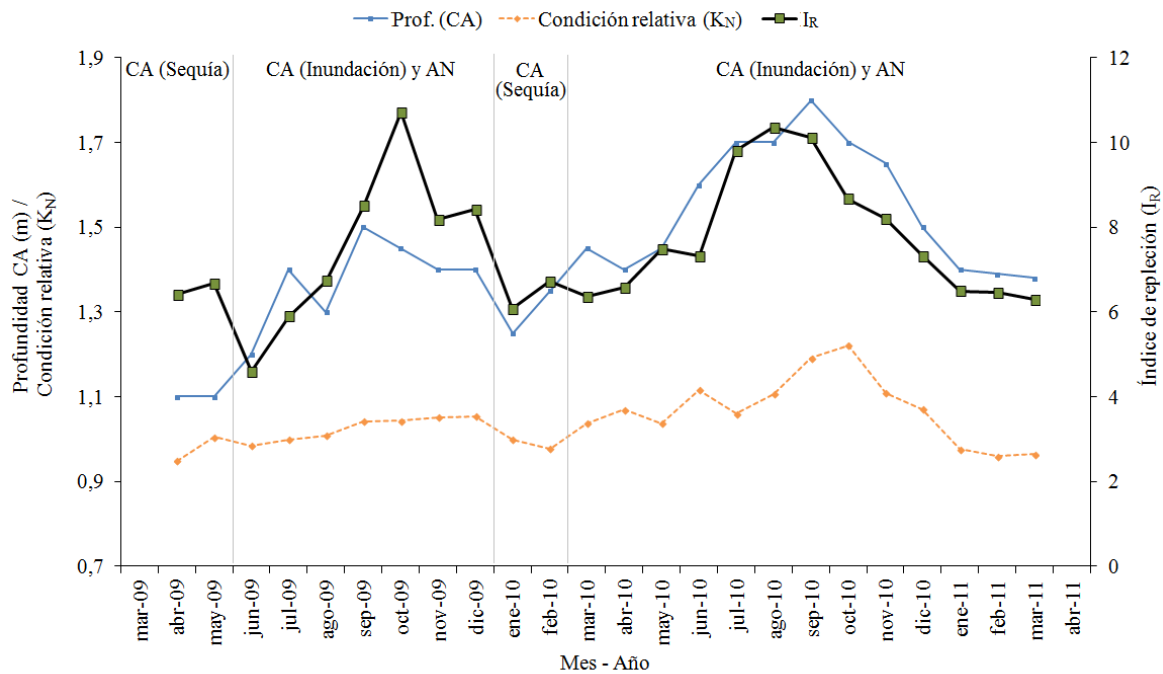


Figura VI.6. Fluctuación del índice de repleción medio mensual (I_R) junto con las oscilaciones de la profundidad de los CA y la condición relativa de los peces (K_N) durante el período muestreado.

Para el reconocimiento de los ítems alimentarios se observaron 126 tractos digestivos, de los cuales 14 se emplearon para observaciones preliminares, mientras que 112 fueron los utilizados para los análisis de la dieta. Los tubos digestivos analizados correspondieron a ejemplares adultos cuyo rango de L_T oscilaron entre 400-800 mm y de ambos ambientes muestreados.

La alimentación de la especie exhibió un amplio espectro trófico dentro de los diferentes biotopos (Tabla VI.2), identificándose 18 ítems que correspondieron tanto a presas de origen vegetal (3) como animal (15). La especie ingirió presas asociadas tanto al medio acuático como al terrestre y en su mayoría vinculadas a la porción bentónica. Al considerar el número de ítems ingeridos por los ejemplares discriminando por biotopo, se reconoció en orden decreciente primero los CA (Inundación), seguidos por los AN y, por último, los CA (Sequía).

Es importante aclarar que al observar las muestras se registró una considerable cantidad de mucus secretado por el tracto digestivo del pez mezclado con detritos ingeridos, si bien se los intentó separar a través de un procedimiento de filtrado, el resultado fue negativo. Por este motivo, los detritos no fueron considerados como un ítem alimenticio en los análisis de la dieta.

Tabla VI.2. Ítems alimentarios reconocidos por ambiente en los tubos digestivos de la carpa común.

Ítem alimentario	CA (Sequía)	CA (Inundación)	AN
VEGETALES			
Algas	✓	✓	✓
Restos vegetales	✓	✓	✓
Semillas	✓	✓	✓
ANIMALES			
-Artrópodos			
•Chelicerados			
Ácaros	✓	✓	
•Crustáceos			
Anfípodos		✓	
Cladóceros	✓	✓	✓
Copépodos	✓	✓	✓
Decápodos		✓	✓
Efipios			✓
Ostrácodos		✓	✓
Restos crustáceos		✓	
•Insectos			
Larvas	✓	✓	✓
Restos insectos	✓	✓	✓
Restos artrópodos	✓	✓	✓
-Moluscos			
Restos moluscos			✓
-Estatoblastos de briozoos	✓	✓	✓
-Huevos	✓	✓	✓
-Rotíferos	✓		

Al representar gráficamente las abundancias porcentuales del total de tubos digestivos analizados (Figura VI.7), se observó que la especie exhibió una marcada dieta omnívora con tendencia a la herbivoría. Los ítems alimentarios más relevantes fueron de origen vegetal (74%), mientras que el resto estuvo representado por diferentes presas de origen animal.

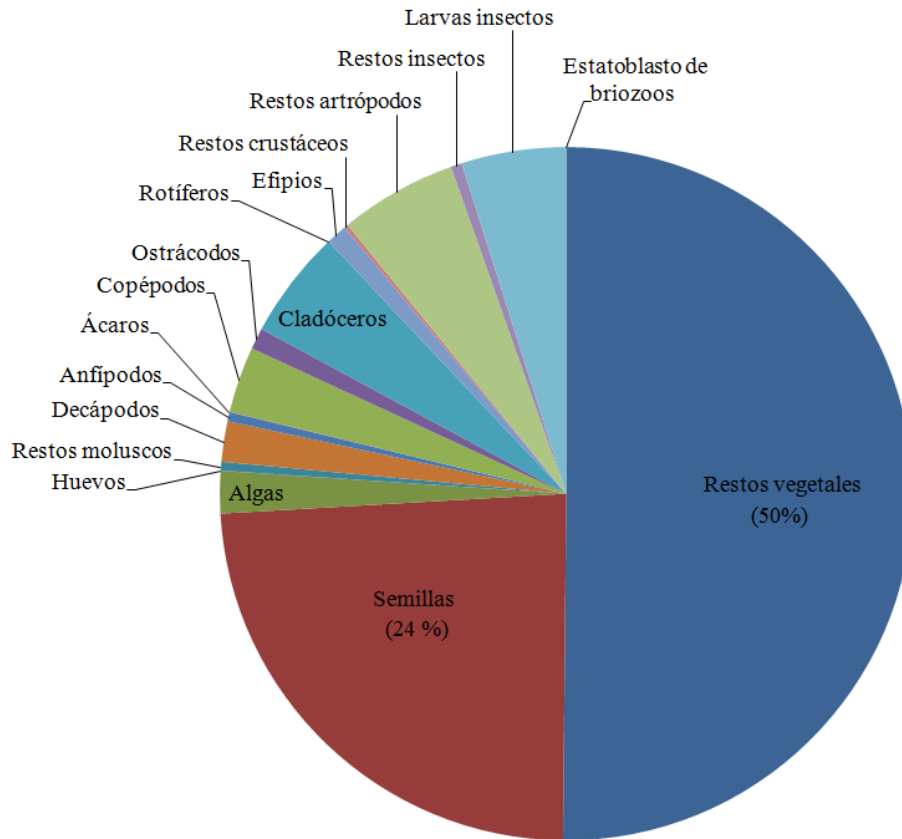


Figura VI.7. Composición porcentual de ítems alimentarios consumidos por parte de la carpa común en los Humedales de Ajó.

Los diagramas de Amundsen obtenidos para la especie para cada uno de los biotopos considerados se presentan en la figura VI.8.a-c. En los CA (Sequía) la especie se comportó como un predador generalista. Entre las presas más frecuentes se puede destacar los restos vegetales dado que se registraron en todos los tractos digestivos y en porcentajes de P_i que superaron el 60%. La ingesta de otros ítems alimenticios como los copépodos y las larvas de insectos fueron secundarios (Figura VI.8.a). En el caso de los CA (Inundación), la especie se comportó como un especialista en los restos vegetales, registrándose en cerca de la totalidad de los tractos digestivos analizados y en P_i elevadas ($\approx 90\%$). En comparación con lo presentado previamente, los copépodos y las larvas de insectos se detectaron en mayor F_i pero en menor P_i . Otro aspecto a remarcar es que en este biotopo se observó un número de ítems alimentarios, entre los que se puede remarcar algunos con baja F_i (<

20%) pero registros altos de P_i como en el caso de los decápodos ($\approx 80\%$) y restos de crustáceos y ostrácodos ($\approx 40\%$) (Figura VI.8.b). Al analizar los resultados para los AN se observa que la especie se comportó como un predador generalista, debido a que los ítems fueron ingeridos por la mayoría de los ejemplares, pero la contribución media de cada presa en el contenido digestivo fue baja. En este sentido, los restos vegetales se registraron en todos los tractos digestivos, sin embargo, en P_i menores a lo observado para los CA ($\approx 40\%$). Al comparar con lo observado para los CA, los copépodos pasaron a ser un ítem menos relevante tanto en la F_i como en la P_i , mientras que las larvas de insectos se detectaron con mayor frecuencia ($> 60\%$) pero en menor abundancia ($< 20\%$) (Figura VI.8.c). Finalmente, para este ambiente las semillas pasaron a ser un ítem predominante en la dieta, registrándose tanto en los de F_i ($> 80\%$) como de P_i ($\approx 40\%$).

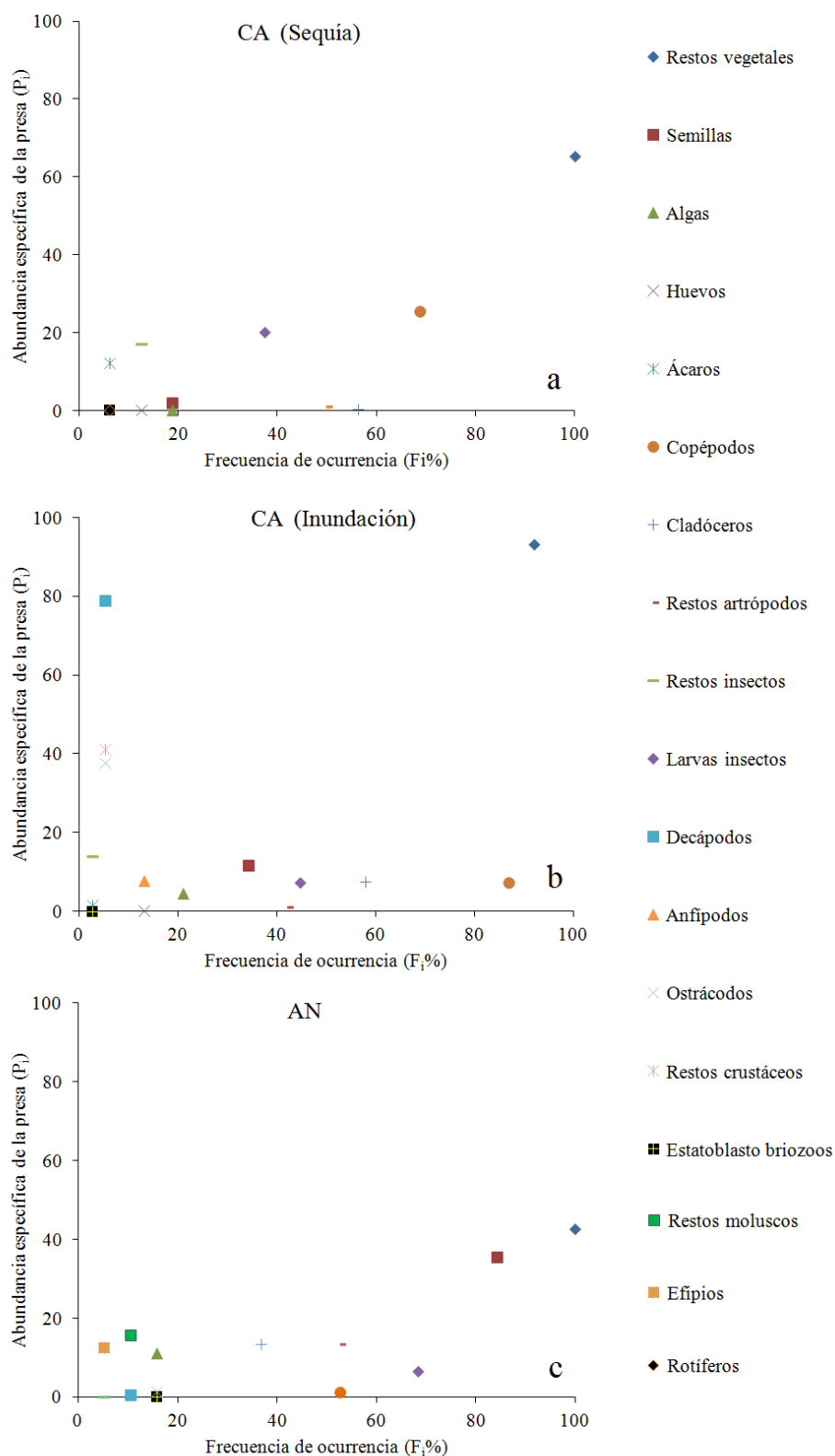


Figura VI.8. Gráficos de estrategia alimentaria para la carpa común en los Humedales de Ajó en cada biotopo: a- CA (Sequía); b- CA (Inundación); c- AN.

Los resultados del ANOSIM efectuado para comparar la composición de la dieta entre los biotopos, indicó que sólo existieron diferencias entre los CA (Sequía) vs. AN (ANOSIM; $R = 0,39$; $P < 0,01$), mientras que en CA (Inundación) vs. AN como tampoco entre CA (Sequía) vs. CA no se registraron diferencias (Inundación) (Tabla VI.3).

Tabla VI.3. Valores del estadístico R junto con sus niveles de significancia (ANOSIM) para las comparaciones por parejas entre los ambientes definidos -CA (Sequía), los CA (Inundación) y los AN-.

Ambientes	Estadístico R	Nivel de significancia
CA (Sequía) vs AN	0,398	0,001
CA (Inundación) vs AN	0,039	0,218
CA (Sequía) vs CA (Inundación)	-0,043	0,719

Al analizar la similitud dentro de cada ambiente se detectó que los contenidos digestivos de los ejemplares de los CA (Sequía) exhibieron una similitud del 24,86% (SIMPER), siendo los restos vegetales (88,49%) y los copépodos (8,81%) los ítems que más contribuyeron. Por otro lado, en el caso de las dietas de los CA (Inundación) presentaron una similitud del 20,31%, en donde las presas que más aportaron fueron los restos vegetales (87,45%) y los copépodos (7,36%). Por último, en los AN los contenidos alcanzaron una similitud porcentual del 33,56%, siendo los restos vegetales (66,57%) y las semillas (26,53%) los componentes dietarios más importantes para la semejanza.

Al comparar por ambiente las dietas de los CA (Sequía) y AN presentaron una disimilitud del 84,40% (SIMPER). Estas diferencias estuvieron principalmente asociadas a un mayor consumo de los ítems alimentarios dentro de los AN más que a cambios en la composición de los ítems. Las presas que más aportan a las diferencias fueron restos vegetales (42,83%), seguidos por las semillas (29,63%) y las larvas de insectos (8,88%) (Tabla VI.4). Cabe destacar que a pesar de los resultados obtenidos por el ANOSIM, donde CA (Inundación) vs. AN y CA (Sequía) vs. CA (Inundación) no presentaron diferencias significativas, el análisis SIMPER evidenció valores de disimilitud promedio elevados. En el caso de la comparación entre los CA (Inundación) vs AN mostró una

disimilitud del 79,13%, los ítems alimentarios que aportaron a esta disparidad, y que se consumieron en mayor abundancia en los AN, fueron los restos vegetales (40,64%), seguidos por las semillas (29,11%) y las larvas de insectos (8,10%) (Tabla VI.4). Por otro lado, al cotejar los CA (Sequía) vs CA (Inundación) estos mostraron una disimilitud del 78,33%, los componentes que más aportaron a la diferencia fueron los restos vegetales (53,88%), exhibiendo mayor abundancia cuando se incrementó el nivel hídrico. Cabe agregar que otras presas que aportaron a esta diferencia fueron los copépodos (14,53%) y las larvas de insectos (9,18%), sin embargo en este caso fueron consumidas en mayor abundancia durante el período en donde el nivel hídrico fue menor (Tabla VI.4).

Tabla VI.4. Prueba SIMPER detallando las abundancias promedio (Ab.) y la contribución porcentual a la disimilitud (Dis. %) de los ítems alimentarios que más contribuyeron a las diferencias entre las comparaciones cada biotopo.

Ítem	CA (Sequía) Ab.	AN Ab.	Dis. %	CA (Inundación) Ab.	AN Ab.	Dis. %	CA (Sequía) Ab.	CA (Inundación) Ab.	Dis. %
Restos Vegetales	0,0431	0,2279	42,83	0,0881	0,2279	40,64	0,0431	0,0881	53,88
Semillas	0,0002	0,1837	29,63	0,0076	0,1837	29,11	0,0002	0,0076	4,61
Larvas Insectos	0,0083	0,0293	8,88	0,0070	0,0293	8,10	0,0083	0,0070	9,18
Copépodos	0,0103	0,0044	4,1	0,0095	0,0044	3,4	0,0103	0,0095	14,53
Cladóceros	0,0001	0,0082	5,09	0,0310	0,0082	6,3	0,0001	0,0310	4,88
Restos artrópodos	0,0003	0,0010	1,77	0,0437	0,0010	5,38	0,0003	0,0437	5,11

VI.4. Discusión.

La carpa se alimentó de forma más activa durante las estaciones de primavera y verano lo que es razonable, si se tiene en cuenta que los peces son organismos poiquiloterms y que la temperatura gobierna su metabolismo (Fry, 1971). Es evidente que el incremento térmico del agua produciría un aumento progresivo en el consumo de alimento por parte de estos organismos y, del mismo modo, un descenso de temperatura disminuiría los requerimientos alimentarios y según este razonamiento, la estacionalidad registrada en la intensidad alimentaria encontraría en parte su explicación. Por otro lado, las diferencias detectadas entre biotopos (Figura VI.4-5) concuerdan con observaciones realizadas en el campo, ya que en más de una ocasión a lo largo del estudio se observaron individuos efectuando actividades de forrajeo y alimentándose activamente de vegetación sumergida dentro de los AN. Estos resultados refuerzan las hipótesis planteadas previamente (Capítulo II), donde se indicó que la disminución de la CPUE dentro de los CA al incrementarse los niveles hídricos del ambiente podría estar asociada a que los individuos efectuarían desplazamientos hacia los AN en busca de nuevas fuentes de alimento. Estas deducciones evidencian que los movimientos de los ejemplares se encontrarían en gran parte relacionados con la búsqueda y la explotación de nuevos recursos alimenticios. La expansión de la superficie inundada le brindaría a la especie nuevos ambientes para las actividades de forrajeo y explotación de recursos alimenticios, hecho que explicaría el incremento de la K_N de los peces durante los períodos de niveles hidrométricos elevados (Capítulo III). Este tipo de comportamiento, luego de un incremento en los niveles hídricos del ambiente, ya ha sido documentado para la carpa común diferentes ambientes a lo largo del planeta (Jones & Stuart, 2002; 2009; Daniel et al., 2011; Taylor et al., 2012), en donde los diversos autores lo relacionaron con la búsqueda de recursos alimenticios o ambientes para el desove en el caso que sea la temporada reproductiva. Al considerar la biología reproductiva de la especie, no cabe duda que este incremento de la alimentación asociado a la aparición de los AN durante la primavera genera la posibilidad de acceder a recursos alimentarios que pueden aportar la energía necesaria para la reproducción por lo cual la intensidad y

sincronización de los desoves dependería en buena medida de que las variables que regulan el ciclo reproductivo coincidan con aumentos de los niveles hidrométricos en los momentos oportunos (Capítulo IV). Esta hipótesis se ve reforzada por el hecho que en la primavera de ambos años de estudio, se registró un desfase temporal de casi 2 meses entre los máximos de I_R y K_N (Figura VI.6). Si bien, es esperable un retraso entre el momento en que ocurre el incremento de la intensidad de alimentaria con respecto al momento en que se detecta el incremento en la condición, dos meses parece ser un período demasiado prolongado. No obstante, dado que las inundaciones de primavera funcionan como gatillo de la reproducción es factible que toda la energía ingresada durante la primera etapa de aguas altas sea derivada a reproducción, ya que es conocido el alto costo energético de este proceso. Posteriormente, una vez ocurridos los desoves, si el acceso a abundantes recursos alimentarios persiste, recién en ese momento la energía podría ser derivada a otros procesos biológicos, entre ellos, la acumulación de reservas, que es lo que se observa en los incrementos de la condición. Los aspectos de la biología con base estacional analizados en este trabajo brindan información relevante sobre cómo este organismo aprovecha los recursos que le provee el ambiente bajo los diferentes escenarios descriptos para regular la inversión de energía para generar reservas o invertir en la reproducción o el crecimiento, demostrando su elevada plasticidad ecológica.

La composición de la dieta hallada en los Humedales de Ajó (Tabla IV.2) concuerda en mayor o menor medida con lo indicado para poblaciones silvestres de carpa común en nuestra región (Sidorkewicz et al., 1998; Colautti & Remes Lenicov, 2001), como para otras partes del mundo (Crivelli, 1981; 1983; Panek, 1987; Sibbing, 1988; Chapman & Fernando, 1994; García-Berthou, 2001; Kahn, 2003; Koehn et al., 2004; Saika & Das, 2009; Zambrano et al., 2010). Los numerosos estudios sobre la alimentación de la especie evidencian que este organismo invasor puede consumir prácticamente cualquier partícula que pueda serle redituable en términos nutritivos y energéticos, razón por la cual la composición de su dieta es ampliamente variable en ambientes diferentes a lo largo del planeta (Chapman & Fernando, 1994). La ocurrencia consistente de una

amplia gama de componentes alimentarios de pequeño tamaño dentro su dieta se encuentra asociado al complejo aparato masticatorio que la especie presenta (Sibbing & Uribe, 1985), el cual le permite adaptarse a un hábito de alimentación omnívora y polifágica (Sibbing et al., 1986; 1988; Kahn, 2003). Indudablemente, el éxito mundial de la especie tanto en la acuicultura (Gozlan, 2008) como en su capacidad invasora (Zambrano et al., 2006) se encuentra fuertemente ligado a esta plasticidad alimenticia. Las representaciones porcentuales de componentes vegetales y animales halladas en los Humedales de Ajó fueron semejantes a las documentadas por Colautti & Remes Lenicov (2001) para otros ambientes pampásicos. Según los autores mencionados, a pesar del elevado consumo de restos vegetales el valor energético de este componente en la dieta es incierto, no sólo por la carencia de enzimas que digieran la pared de celulosa dentro del tubo digestivo (Summerfelt et al., 1970), sino también debido a la imposibilidad de la especie a romper las paredes de celulosa de manera mecánica (Sibbing, 1988). La herbivoría marcada por parte de la especie también se ha documentado para otros ambientes de nuestro país (Sidorkewicj et al., 1998) y del mundo (Crivelli, 1983; Powles et al., 1983; Panek, 1987; Sibbing, 1988; García-Berthou, 2001). En general, los autores mencionados han apuntado que la eficiencia en la asimilación de los restos vegetales por parte de la carpa es baja y, por ende, el gran consumo de restos vegetales se encuentra principalmente asociado a la escases de otros recursos alimentarios. Por otro lado, según otros autores este hábito alimenticio se relacionaría con la búsqueda de invertebrados asociados con la vegetación sumergida (Eder & Carlson, 1977). En el caso del sitio de estudio, un detalle relevante es el hecho de que las semillas son un ítem alimentario mucho más importante a lo documentado por Colautti & Remes Lenicov (2001), situación que teniendo en cuenta lo expuesto previamente muy probablemente ese encuentre asociada a la disponibilidad de dicho recurso una vez que se incrementan los niveles hídricos del ambiente y la especie accede a sitios que durante períodos prolongados son praderas cubiertas de gramíneas. El hecho que la carpa pueda explotar este recurso tan rico en energía, sin lugar a dudas estaría jugando un rol fundamental en el éxito de la especie dentro de estos ambientes, ya que si se considera lo presentado en los capítulos anteriores la

explotación de los recursos se vería reflejado en un incremento en la condición de los peces y, en última medida, en el éxito reproductivo.

Es importante notar que más allá de que en los análisis no fue posible considerar el detrito como un ítem dietario, en otros estudios apuntados a conocer la dieta de la especie no encontraron esta dificultad, indicando al ítem detrito como un componente dietario importante para la dieta de la especie (García-Berthou, 2001; Chapman & Ferrando, 1994). A pesar de no poder ser tenidos en cuenta para el análisis, la presencia de detritos junto con diferentes ítems reconocidos dentro de las muestras (restos vegetales, semillas, rotíferos, chironómidos, ácaros, ostrácodos, entre otros), demostraron que la dieta de la especie se encontró asociada al bentos. Estos resultados coinciden con la mayoría de los trabajos que han estudiado la dieta de la especie en poblaciones silvestres, indicando que los hábitos alimenticios de la especie se vinculan al fondo (Panek, 1987; Sibbing, 1988; Colautti & Remes Lenicov, 2001; García-Berthou, 2001) y en algunos casos la catalogan como un bentívoro visual (Khan, 2003). Según Sibbing (1991), la carpa común exhibe ciertos atributos que facilitan su alimentación bentónica, entre ellos la capacidad de protruir la boca, paladar y mandíbulas sin dientes, órganos pos-linguales y un estómago no diferenciado. No obstante, estas particularidades no limitan la dieta de la especie a esta comunidad, ya que dentro de la literatura científica se detecta una gran cantidad de bibliografía enfocada en este tema indicando que puede alimentarse de zooplancton y de insectos acuáticos los cuales no están vinculados estrictamente al bentos (Hume et al., 1983; Sibbing, 1988; Colautti & Remes Lenicov, 2001; García-Berthou, 2001; Khan, 2003). En concordancia con lo expuesto, en los resultados de este estudio se registraron dentro de las muestras, ítems que forman parte de la comunidad planctónica como los copépodos y cladóceros (Tabla VI.2). Cabe agregar que durante los muestreos se observaron en una ocasión ejemplares alimentándose de semillas anemófilas que flotaban en la superficie del agua, indicando que la alimentación de la especie no está solamente ligada al fondo sino que también tiene la versatilidad de explotar recursos en la superficie.

Al analizar los diagramas de Amundsen (Figura VI.8.a), se observa que la especie dentro de los CA (Sequía) se comportó como organismo generalista, consumiendo variados ítems en bajas P_i y diferentes F_i . Como ya fue indicado en el capítulo II, durante este período todos los ejemplares se encontrarían restringidos dentro de los CA compitiendo por el mismo recurso, el hecho de que la especie exhiba una estrategia de tipo generalista de amplio nicho trófico reduciría la competencia de los individuos dentro de estos biotopos en dicho período hídrico. Junto con los hábitos alimenticios es importante considerar los períodos de inanición a los cuales los ejemplares pueden estar expuestos. Según Jaramillo Londoño (2009), la capacidad de la carpa de sobrevivir a estos momentos de escases depende de su habilidad de almacenar las reservas corporales, las cuales se movilizan en base a sus necesidades biológicas cuando cesa la alimentación. Indudablemente, la aptitud de *C. carpio* de poder soportar períodos críticos dentro de los CA (Sequía) se encuentra asociada no sólo a sus hábitos dietarios generalistas sino también a habilidad que tiene la especie de poder soportar períodos prolongados de inanición de hasta semanas reduciendo su metabolismo (Shimeno et al., 1989; Geurden et al., 1999; Assareh et al., 2013). Por otro lado, al incrementarse los niveles dentro de los CA (Inundación) (Figura VI.8.b), la especie además de seguir consumiendo una variada gama de ítems exhibió una estrategia más especialista hacia los restos vegetales que en realidad podría estar asociado a consumir la fauna de invertebrados asociada a la vegetación o semillas. Esta hipótesis no sólo coincidiría con lo indicado por otros autores (Eder & Carlson, 1977), sino que también se correspondería con los resultados de este trabajo, ya que el consumo de las larvas de insectos fue mayor en F_i , mientras que las semillas fueron superiores tanto en P_i como F_i . Por último, en el caso de los AN (Figura VI.8.c) la especie exhibió una estrategia de tipo generalista, no obstante se registró que las semillas fueron un ítem aún más relevante que lo observado anteriormente.

El ANOSIM evidenció que existieron diferencias en composiciones de las dietas de los CA (Sequía) con respecto los AN, mientras que CA (inundación) no fue diferente a ninguno, no obstante también fueron bajos valores de similitud dentro los grupos. Esto podría ser explicado por

la inestabilidad ambiental a los cuales los ejemplares están expuestos sumado a los hábitos generalistas propios de la especie, dado que los individuos dentro del ambiente explotan cualquier recurso que les sea posible. Al analizar los resultados obtenidos por el SIMPER las principales diferencias responden al mayor consumo de vegetales y de semillas dentro de los AN, que coincide con momentos de alta intensidad alimenticia. Por el contrario, en el caso de la comparación entre CA (Sequía) vs. CA (Inundación) (Tabla VI.4), la principal diferencia radica en que durante los períodos en que los individuos se encuentran restringidos a los canales los copépodos son un ítem trófico importante para la especie.

La dinámica de la actividad alimenticia de la carpa común dentro del sitio de estudio exhibió un patrón estacional, intensificándose durante los meses de primavera y también estuvo fuertemente ligada al incremento de los niveles hídricos del ambiente. La dieta de este ciprínido estuvo vinculada al bentos y se caracterizó por ser de tipo omnívora con una marcada tendencia hacia la herbivoría. Durante el estudio la especie presentó un amplio espectro trófico, exhibiendo una estrategia alimenticia de tipo generalista la cual se tornó especialista dependiendo el biotopo y el período hídrico considerado.

Un aspecto de interés es que la carpa común comparte gran parte de sus ítems alimentarios con la mayoría de las especies de peces autóctonas de la ictiofauna nativa (Destefanis & Freyre, 1972; Escalante 1982; 1983a; 1983b; 1984; Rodríguez, 1999; López Cazorla et al., 2003; Fernández et al., 2012; López van Oosterom et al., 2013; García de Souza, 2014). En este sentido, Colautti & Remes Lenicov (2001) indicaron que a pesar de buena parte de las especies autóctonas presentan hábitos generalistas, ninguna parece tener un nicho trófico tan amplio como este organismo exótico, lo que conllevaría a que ante la escasez de recursos alimentarios tendría ventajas comparativas. Al tener en cuenta este escenario junto con los resultados presentados, el hecho de que este ciprínido tenga la capacidad de soportar un período crítico dentro de los CA (Sequía), cuando los recursos y el ambiente disponible son escasos, estaría beneficiando a la especie. Del mismo modo, al incrementarse los niveles hidrológicos la capacidad de la especie de explotar los recursos tales

como las semillas, las cuales según Colautti & Remes Lenicov (2001) un ítem que exclusivo de la carpa común cuando se los compara con peces nativos.

Las alteraciones ecológicas que la carpa común genera sobre los ecosistema naturales, que se encuentran asociadas al tipo de mecanismo alimentario que la especie realiza durante las actividades de forrajeo (Figura I.3). Cabe remarcar que estos efectos negativos en general se han documentado en ambientes acuáticos distribuidos a lo largo del planeta (Weber & Brown, 2009), mientras que, al considerar los impactos documentados dentro de nuestro país la información es pobre. En este sentido, sólo es posible mencionar lo descripto por Sidorkewicz et al. (1998), quienes registraron una reducción de macrófitas sumergidas dentro de canales artificiales asociados al Río Colorado, los cuales los vincularon a los hábitos de herbivoría por parte de la especie. En el caso del Humedal de Ajó se trata de ambientes eutróficos los cuales se caracterizan por su elevada turbidez, es poco probable que la re-suspensión de sedimentos ligada con los hábitos de forrajeo de la carpa común estén generando un impacto real sobre el ambiente. No obstante, debido a que se constató que los especímenes consumen una gran cantidad de restos vegetales sin importar el momento del año, período hídrico o biotopo, este hecho indudablemente podría estar produciendo una disminución de las zonas cubiertas por macrófitas sumergidas. El deterioro de estas zonas produce alteraciones sobre el ecosistema, ya que dichas áreas poseen una importante función ecológica, siendo utilizadas por parte de muchas especies de invertebrados bentónicos como hábitat, además de ser la zona de cría y refugio de juveniles de peces. Teniendo en cuenta la gran cantidad de información sobre los efectos negativos que este organismo invasor genera sobre el ambiente en diferentes lugares del planeta (Koehn, 2004; Bajer et al., 2009; Weber & Brown, 2009) es imperativo diseñar estudios dentro de los cuerpos de agua pampásicos para poder determinar el real efecto que la carpa común estaría produciendo sobre los mismos.

CAPÍTULO VII.



**- CONSIDERACIONES FINALES Y
PROPUESTAS DE CONTROL POBLACIONAL**

CAPÍTULO VII. Consideraciones finales y propuestas de control.

La ciencia pesquera y el manejo pesquero son dos disciplinas diferentes. La ciencia pesquera es una asignatura multidisciplinaria que integra el comportamiento animal, la ecología y la dinámica poblacional con los procesos ambientales con el objetivo de predecir como las poblaciones animales van a responder hacia la mortalidad causada por la pesca (Hart & Reynolds, 2002). Los resultados generados por esta disciplina son los que informan a los encargados del manejo pesquero, con el propósito de implementar políticas o medidas de manejo para solucionar objetivos específicos establecidos por las partes interesadas, que pueden variar entre pescadores, consumidores y conservacionistas (Hart & Reynolds, 2002). La información que proporciona la ciencia pesquera cuando se trabaja con poblaciones de especies invasoras que son un problema para el ecosistema nativo son herramientas claves para poder diseñar medidas de manejo para el control o erradicación de la población.

Si se tiene en cuenta que la carpa común es una especie plaga invasora en diferentes lugares del planeta (Sivakumaran et al., 2003; Koehn, 2004; Zambrano et al., 2006; Bajer & Sorensen, 2012) junto con los efectos negativos que produce (e. g. incremento de la turbidez, disminución de macrófitas e invertebrados bentónicos) dentro de los ecosistemas acuáticos (Bajer et al., 2009; Weber & Brown, 2009; Klokowsky, 2011), la cantidad de estudios enfocados en propuestas de manejo de sus poblaciones silvestres, son abundantes en diferentes ambientes a nivel mundial (Diggle et al., 2004; Smith, 2005; IFST, 2009; Thwaites et al., 2010; Bajer et al., 2011; Britton et al., 2011; Bajer & Sorensen, 2012). En líneas generales, la mayoría de los estudios establecen, que las pautas de manejo efectivas para el control de la especie son los períodos de congregaciones de gran cantidad de individuos o también denominados “hot spots” (Smith, 2005). Esta especie invasora suele realizar estas agregaciones durante los períodos invernales, en los lugares profundos del cuerpo de agua cuando la temperatura ambiental es baja ($< 5^{\circ}\text{C}$) (Smith, 2005; Bauer & Schlott, 2006; Penne & Price, 2006; 2008; Bajer et al., 2011), y durante los períodos de desove en áreas poco profundas y vegetadas (Sivakumaran, 2003; Smith, 2005; Stuart & Jones 2006a; 2006b;

Taylor et al., 2012). El hecho de poder identificar estas áreas brindaría información clave para el control efectivo de la especie, ya que el propósito de las pautas de manejo, es extraer la mayor cantidad de peces con el menor esfuerzo posible y sin efectos secundarios para el ecosistema en cuestión.

Los resultados presentados en esta tesis doctoral, señalan que la carpa común ha encontrado un lugar propicio para desarrollar una población estable dentro de los Humedales de Ajó, alcanzando niveles de abundancia elevados cuando se los compara con otros cuerpos de agua de la región pampeana. Por otra parte permiten plantear un modelo conceptual sobre el funcionamiento de la dinámica de la población de la carpa común en el área. En este sentido, durante todo el 2009 la estructura de tallas obtenida por los muestreos estuvo dominada por un grupo de individuos con una distribución uni-modal, que osciló dentro de un rango de 350-700 mm. Si bien no se determinó la edad de este grupo de ejemplares adultos es probable que correspondan a individuos de una cohorte pertenecientes a un único reclutamiento exitoso que habría sucedido como mínimo 4 o 5 años atrás. Sin embargo, considerando que la especie se caracteriza por su longevidad es probable es que este grupo esté conformado por múltiples cohortes originadas en reclutamientos exitosos ocurridos en diferentes años y por consiguiente representadas por individuos con tallas cercanas a los 500 mm pero de diversas edades. Esta última hipótesis se corrobora por el hecho que durante el 2009 no se colectaron individuos considerados como YOY ($0+ L_T < 350$), que indica que no se reclutaron individuos a la población de la temporada reproductiva del 2008. En cambio en 2010, esta situación fue diferente ya que desde el inicio del año se colectaron ejemplares YOY, situación que no ocurrió tampoco en 2011, que demuestra la irregularidad en el éxito de los reclutamientos anuales y lo que evidencia este fuerte rasgo de reclutamientos episódicos en la dinámica poblacional de esta especie en los Humedales de Ajó. Esta particularidad, es semejante a lo observado por varios autores para otros ambientes de la Región Pampeana y está asociada con la elevada inestabilidad de los de esta planicie cuya hidrología responde a ciclos plurianuales de déficit y exceso hídrico.

Por otra parte se reconocieron patrones de desplazamiento asociados a los niveles hídricos, que resultaron clave para determinar el uso del hábitat por parte de la especie y que, además, son relevantes para sugerir estrategias de manejo enfocadas al control de la carpa común. En este sentido, en aguas bajas las carpas se encontraron restringidas a los CA, presentando bajos valores de condición asociado con una baja actividad alimenticia y una mayor competencia por los recursos alimenticios. Por el contrario, durante el período de niveles altos ocurre un considerable aumento en la superficie inundada y por consiguiente una disminución de la densidad poblacional en los CA debido al desplazamiento de los ejemplares hacia los AN (Figura VII.1). En este momento, los índices calculados demostraron un incremento en intensidad alimenticia que fue acompañado por aumentos en la condición de los individuos.

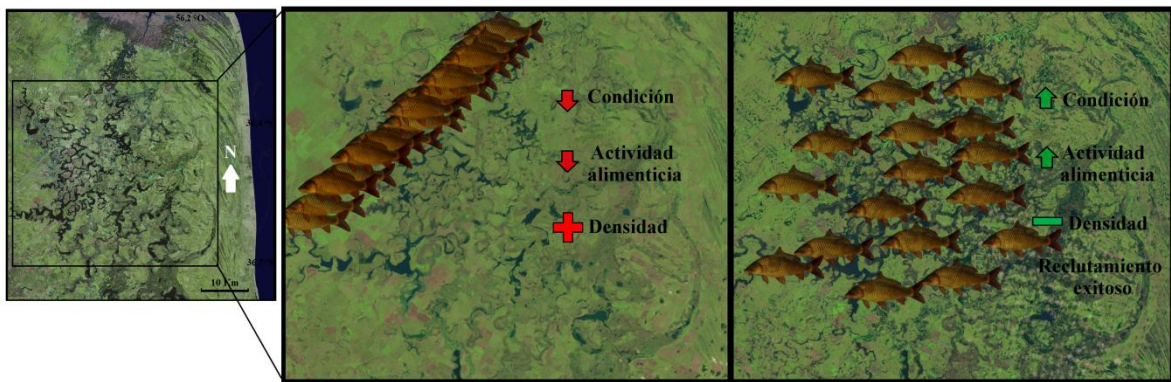


Figura VII.1.Esquema conceptual-teórico del uso del hábitat de la carpa en los Humedales de Ajó dependiendo el período hídrico. Sequía -izq- e inundación -der-.

En base a lo descripto, dependiendo el período hídrico en que se encuentre el área, las posibles medidas a implementar para controlar a la población serían diferentes. Es importante aclarar que dado que los ejemplares adultos de carpa presentan una talla superior que la mayoría de las especies nativas de la zona ($L_T > 350$ mm) el criterio para sugerir las medidas de extracción selectiva, sin importar el período hídrico, se enfocaron en la elección de artes de pesca selectivos a especies de peces de tallas superiores, minimizando así la captura accidental de la ictiofauna local. En este sentido, en sequía, debido a que la población está concentrada en los CA la pesca activa con

red de arrastre de tamaño de malla mayor a 3,5 cm bar o 7 cm de nudos opuestos, permitiría remover un gran número de ejemplares de carpa. Cabe remarcar que la extracción sería aún más efectiva si esto se realiza durante el invierno, ya que es sabido que durante las estaciones de bajas temperaturas los ejemplares de carpa común tienden a realizar agregaciones invernales (Penne & Price, 2006; 2008), siendo importante la identificación de los sitios elegidos por la especie, en estos casos. Por otro lado, en inundación, la estrategia de pesca estaría asociada a la respuesta de los ejemplares de carpa ante los cambios hidrológicos. Por este motivo el control mediante pesca debería concentrarse en los sitios que vinculan los CA con los AN (zanjas, canales menores), dado que son verdaderos cuellos de botella y paso obligado para la especie en sus desplazamientos. En estos puntos tendrían que utilizarse artes de pesca pasivos, principalmente trampas o redes agalleras de un tamaño de malla superior a 4 cm bar o de 8 cm de nudos opuestos. Los calados deberían ser nocturnos o permanentes y los artes revisados diariamente, como máximo una vez al día. Si bien los artes de pesca que se sugiere utilizar apuntan a capturar ejemplares de carpa de tallas superiores a 350 mm, es posible que los ejemplares de tallas mayores de tararira (*H. malabaricus*), bagre sapo (*R. quelen*) y vieja de laguna (*L. anus*) puedan quedar atrapados en los artes de pesca, sin embargo, dada las características de estos artes y de estas especies podrían devolverse vivas al medio con alta probabilidad de sobrevivida. Además, más allá que de que no se utilizaron en los muestreos del presente trabajo, otra forma de extracción de carpas que podría aplicarse, sería el uso de espineles dado que Colautti (1997) demostró que es un arte selectivo hacia la carpa en los ambientes pampeanos. Estos deberían confeccionarse utilizando anzuelos modelo Mustand serie 92641 N°5 y ser cebados con masa.

En los Humedales de Ajó no fue posible observar las características congregaciones reproductivas que la especie efectúa en primavera, sin embargo, considerando su biología puede predecirse que la carpa se agrupa dentro de los AN. Por otro lado, teniendo en cuenta la extensión y la morfología de los cursos de agua de los humedales se observa que la cantidad de ambientes aptos para el desove de la especie es muy grande. Por lo tanto, durante la primavera y en períodos de

inundación, se podrían realizar recorridos en busca de estos agrupamientos de individuos que se pueden detectar en sitios de muy escasa profundidad (10 a 30 cm) debido al comportamiento reproductivo de la especie (Colautti, 1997). Una vez localizados los agrupamientos mediante la utilización de artes selectivos a la carpa tanto activos (arpón o red de arrastre) como pasivos (trampa o cercos), deberían realizarse las extracciones en primavera, lo que sería clave porque además se impactaría sobre el éxito del desove.

Los Humedales de Ajó han sido declarados como zona protegida, motivo por lo que las medidas de manejo a implementar en el área tendrían que ser debidamente coordinadas y pautadas, entre autoridades gubernamentales y las partes locales interesadas, considerando el momento hídrico y período del año. El rol de los entes gubernamentales, es clave para que las medidas a realizar sean estrictamente diagramadas y reglamentadas teniendo en cuenta la protección y la conservación de los humedales, dado que si esto no se realiza de manera pautada el impacto generado sería más perjudicial aún para el ecosistema. La implementación de estos planes de control, generarían nuevas fuentes de trabajo para los pescadores artesanales locales, por un lado, por aprovechamiento de esta especie invasora y además, por la reducción de la presión pesquera sobre las especies nativas en otros ecosistemas de la región. No obstante, más allá de la importancia de implementar estas medidas de control de manera adecuada, y que las mismas tengan éxito, es clave plantearse que incluso la remoción total de la especie invasora del humedal no tendría un efecto demasiado significativo si el objetivo es llevar a este ecosistema a una situación más cercana a su estado original. En este sentido, debe tenerse en cuenta el alto impacto que ya han sufrido los humedales a través de las actividades humanas en los últimos años, particularmente debido al manejo de sus regímenes hídricos que son la clave de su funcionamiento a través de obras hídricas de retención del ingreso de aguas salobres de la bahía y canalizaciones para drenar el agua proveniente del continente, a lo que debe sumarse la construcción de rutas, emprendimientos inmobiliarios y las actividades agropecuarias.

La carpa común forma parte de la ictiofauna nativa de la región pampeana hace más de 35 años y habita prácticamente todos los sistemas hídricos de la zona, su completa remoción por pesca es prácticamente imposible, sin embargo, no se debería renunciar a la implementación de planes de control permanentes debidamente coordinados que favorecerían la conservación de este ecosistema tan particular de nuestro país y generarían algunos puestos de trabajo genuinos a nivel regional.

Bibliografía.

- AFIP (1995). Métodos histotecnológicos. *Instituto de Patología de las Fuerzas Armadas de los Estados Unidos de América*. Washington DC, 279 pp.
- Aguirre, L. M. (1992). Caracterización faunística del cuaternario marino del noroeste de la provincia de Buenos Aires. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 47(1), 31-54.
- Alikunhi, K. H. (1966). Synopsis of biological data on common carp *Cyprinus carpio* (Linnaeus, 1758) (Asia and the Far East). *Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO)*, 114 pp.
- Alvear, P. A.; Rechencq, M.; Macchi, P. J.; Alonso, M. F.; Lippolt, G. E.; Denegri, M. A.; Navone, G.; Zattara, E. E.; García Asorey, M. I. & Vigliano, P. H. (2007). Composición, distribución y relaciones tróficas de la ictiofauna del Río Negro, Patagonia Argentina. *Ecología Austral* 17, 231-246.
- Amundsen, P. A.; Gabler, H. M., & Staldvik, F. J. (1996). A new approach to graphical analysis of feeding strategy from stomach contents data-modification of the Costello (1990) method. *Journal of Fish Biology* 48(4), 607-614.
- Antipa, G. (1909). Fauna Ichtiologica Romaniei. *Carol Gobl, Bucuresti*, 294 pp.
- Aristotle (1862). History of Animals, in Ten Books. H.G. Bohn, London, 326 pp.
- Arocha, F. (2002). Oocyte development and maturity classification of swordfish from the northwestern Atlantic. *Journal of Fish Biology* 60, 13-27.
- Assareh, R.; Shamushaki, M. M. N.; Langroodi, H. F. & Mazini, M. (2013). Effect of starvation on carcass quality of *Cyprinus carpio* (Linnaeus, 1758). *World Journal of Zoology* 8 (2), 170-174.
- Avila Troca, D. F., Lemos, V. M., Junior, A. S. V., & Vieira, J. P. (2012). Evidence of reproductive activity of the invasive common carp *Cyprinus carpio* (Linnaeus, 1758) (Teleostei: Cyprinidae) in a subtropical coastal system in southern Brazil. *BioInvasions Records* 1 (4), 289-293.

-
- Bagenal, T. B. & Tesch, F. W. (1978). Age and growth. En: Methods for assesment of fish production in freshwaters (Ed. Bagenal, T. B.), 101-136. *Blackwell Scientific Publications*, 365 pp.
- Baigún, C. R. M. & Quirós, R. (1985). Introducción de peces exóticos en la República Argentina. *Informe técnico 2. Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP), Mar del Plata, Argentina*, 82 pp.
- Bajer, P. G. & Sorensen, P. W. (2010). Recruitment and abundance of an invasive fish, the common carp, is driven by its propensity to invade and reproduce in basins that experience winter-time hypoxia in interconnected lakes. *Biological Invasions* 12, 1101-1112.
- Bajer, P. G. & Sorensen, P. W. (2012). Using boat electrofishing to estimate the abundance of invasive common carp in small Midwestern lakes. *North American Journal of Fisheries Management* 32 (5), 817-822.
- Bajer, P. G.; Chizinski, C. J. & Sorensen, P. W. (2011). Using the Judas technique to locate and remove wintertime aggregations of invasive common carp. *Fisheries Management and Ecology* 18, 497-505.
- Bajer, P. G.; Chizinski, C. J.; Silbernagel, J. J. & Sorensen, P. W. (2012). Variation in native micro-predator abundance explains recruitment of a mobile invasive fish, the common carp, in a naturally unstable environment. *Biological Invasions* 14 (9), 1919-1929.
- Bajer, P. G.; Sullivan, G. & Sorensen, P. W. (2009). Effects of a rapidly increasing population of common carp on vegetative cover and waterfowl in a recently restored Midwestern shallow lake. *Hydrobiologia* 632, 235-245.
- Balboni, L.; Colautti, D. C. & Baigún, C. R. M. (2011). Biology of growth of *Hoplias aff. malabaricus* (Bloch, 1794) in a shallow pampean lake (Argentina). *Neotropical Ichthyology* 9(2), 437-444.
- Balon, E. K. (1995). Origin and domestication of the wild carp, *Cyprinus carpio*: from Roman gourmets to the swimming flowers. *Aquaculture* 129, 3-48.

-
- Balon, E. K. (2004). About the oldest domesticates among fishes. *Journal of Fish Biology* 65(A), 1-27.
- Barla, M. J. & Iriart, R. (1987). La presencia de la carpa (*C. carpio*) en la laguna de Chascomús y su significado. *Limnobiós* 2 (9), 685-686.
- Bastrop, R. & Spangenberg, R. J. K. (1991). Biochemical adaptations of juvenile carp (*Cyprinus carpio* L.) to food deprivation. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 98 (1), 143-149.
- Bauer, C. & Schlott, G. (2006) Reaction of common carp (*Cyprinus carpio*, L.) to oxygen deficiency in winter as an example for the suitability of radio telemetry for monitoring the reaction of fish to stress factors in pond aquaculture. *Aquaculture Research* 37, 248-254.
- Berasain, G. & Argemi, F. (2008a). Campaña de relevamientos limnológicos e ictiológicos. *Informe Técnico 116. Dirección de Desarrollo de Aguas Continentales y Acuicultura. Dirección Provincial de pesca Ministerio de Asuntos Agrarios, Buenos Aires*, 18 pp.
- Berasain, G. & Argemi, F. (2008b). Campaña de relevamientos limnológicos e ictiológicos. *Informe Técnico 119. Dirección de Desarrollo de Aguas Continentales y Acuicultura. Dirección Provincial de pesca Ministerio de Asuntos Agrarios, Buenos Aires*, 19 pp.
- Berasain, G. (2014). Campaña de relevamientos limnológicos e ictiológicos. *Informe Técnico 149. Dirección de Desarrollo de Aguas Continentales y Acuicultura. Dirección Provincial de pesca Ministerio de Asuntos Agrarios, Buenos Aires*, 15 pp.
- Berasain, G.; Colautti, D. C. & Remes Lenicov, M. (2001). Campaña de relevamientos limnológicos e ictiológicos. *Informe Técnico 36. Dirección de Desarrollo de Aguas Continentales y Acuicultura. Dirección Provincial de pesca Ministerio de Asuntos Agrarios, Buenos Aires*, 16 pp.
- Berg, L. S. (1964). Freshwater fishes of the U.S.S.R. and adjacent countries, Vol. 2. *Israel Program for Scientific Translations*, Jerusalem, 496 pp.
- Bishai, H. M.; Ishak, M. M. & Labib, W. (1974). Fecundity of the mirror carp *Cyprinus carpio* L. at the Serow Fish Farm (Egypt). *Aquaculture* 4, 257-265.

-
- Blair, J. M. (2008). An investigation of koi carp (*Cyprinus carpio*) movement in the Waikato Region using laser ablation otolith microchemistry. *PhD, The University of Waikato Hamilton*, New Zealand, 97 pp.
- Bone, Q. & Moore, R. H. (2008). Biology of fishes, 3rd Ed. Taylor & Francis Group, New York & Oxford, 478 pp.
- Britton, J. R.; Boar, R. R.; Grey, J.; Foster, J.; Lugonzo, J. & Harper, D. M. (2007). From introduction to fishery dominance: the initial impacts of the invasive carp *Cyprinus carpio* in Lake Naivasha, Kenya, 1999 to 2006. *Journal of Fish Biology* 71 (sd), 239-257.
- Britton, J. R.; Copp, G. H.; Brazier, M. & Davies, G. D. (2011). A modular assessment tool for managing introduced fishes according to risks of species and their populations, and impacts of management actions. *Biological Invasions* 13 (12), 2847-2860.
- Brown, P.; Green, C.; Sivakumaran, K. P.; Stoessel, D. & Giles, A. (2004). Validating otolith annuli for annual age determination of common carp. *Transactions of the American Fisheries Society* 133, 190-196.
- Brown, P.; Sivakumaran, K.P.; Stoessel, V; Giles, A; Green, C. & Walker, T. (2003). Carp Population Biology in Victoria. *Report 56, Marine and Freshwater Resources Institute*. Department of Primary Industries. Snobs Creek, Victoria. 202 pp
- Brumley, A. R. (1996). Cyprinids. En: *Freshwater Fishes of South-Eastern Australia*, 2nd Ed. (Ed. McDowall, R. M.), 99-106. Reed Books, Sydney, 247 pp.
- Brylińska, M. (1986). *Freshwater fish in Poland*. Warszawa, 429 pp.
- Burgos Aceves, M. A. (2003). Maduración gonadal de hembras del lenguado de California, *Paralichthys californicus* en el medio natural. Maestría en Ciencias en Uso, Manejo y Preservación de los Recursos Naturales (Orientación en Acuicultura), Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C., La Paz, 97 pp.
- Burkart, S. (1990). Inventario fitosociológico del pastizal de la Depresión del Salado (Prov. Bs.As.) en un área representativa de sus principales ambientes. *Darwiniana* 30, 27-69.

-
- Bye, V. (1984). The role of environmental factors in the timing of reproductive cycles. En: Fish reproduction, pp 187-205. (Eds. G. Potts & R. Wootton). Academic Press. Harcourt Brace Jomanovich, Publishers, 410 pp.
- Cabrera, A. L. (1976). Regiones Fitogeográficas Argentinas. Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería. Fascículo 1 (2) 2^{da} Ed. Editorial ACME, Buenos Aires, 83 pp.
- Campana, S. E. (1990). How reliable are growth back-calculations based on otoliths? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 47 (11), 2219-2227.
- Campana, S. E. (1999). Chemistry and composition of fish otoliths: pathways, mechanisms and applications. *Marine Ecology Progress Series* 188, 263-297.
- Campana, S. E. (2001). Accuracy, precision and quality control in age determination, including a review of the use and abuse of age validation methods. *Journal of Fish Biology* 59 (2), 197-242.
- Candia, C. (1991). Sobre la distribución de la Carpa *Cyprinus carpio* en el Río de La Plata y en cuerpos de agua de la Provincia de Buenos Aires. *Biología Acuática* 15 (2), 166-167.
- Candia, C. R. (1989). Trabajos de marcación de peces en el Río de la Plata, primera etapa. *Informe técnico 9. Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP), Mar del Plata, Argentina*, 25 pp.
- Candia, C.; Baiz, M. & Cabrera, S. (1967). Sobre la presencia de dos ejemplares de carpa *Cyprinus carpio* en la zona de Punta Lara (Río de la Plata). *Boletín del Servicio de Hidrografía Naval* 4 (3), 341-342.
- Carol, E. (2008). Procesos hidrológicos en el sector sur de la Bahía de Samborombón. *Tesis Doctoral, Universidad Nacional de La Plata, Argentina*, 236 pp.
- Carol, E.; Kruse, E.; Braga, F. & Tosi, L. (2013). El rol de la evapotranspiración en la geo-hidrología del humedal de la Planicie Costera de Ajó (provincia de Buenos Aires). En: Aguas subterráneas, recurso estratégico. Tomo I, 72-77.

-
- Casal, C. M. V. (2006). Global documentation of fish introductions: the growing crisis and recommendations for action. *Biological Invasions* 8(1), 3-11.
- Chapman, G. & Fernando, C. H. (1994). The diet and related aspects of feeding of Nile tilapia (*Oreochromis niloticus* L.) and common carp (*Cyprinus carpio* L.) in lowland rice fields in northeast Thailand. *Aquaculture* 123, 281-307.
- Clark, P. J. & Evans, F. C. (1954). Distance to nearest neighbour as a measure of spatial relationships in populations. *Ecology* 35, 445-453.
- Clarke, K. R. & Gorley, R. N. (2006). User manual/tutorial. PRIMER-E Ltd., Plymouth, 93.
- Clarke, K. R. & Warwick, R. M. (2005). Primer-6 computer program. Natural Environment Research Council, Plymouth.
- Clarke, K. R. (1993). Non-parametric multivariate analysis of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology* 18, 117-143.
- Clarke, K. R., Warwick, D. R. M. (2001). Change in Marine Communities: An Approach to Statistical Analysis and Interpretation, 2nd edition. PRIMER-E, Plymouth, U.K.
- Colautti, D. C. & Freyre, L. R. (2001). Crecimiento de la carpa (*Cyprinus carpio*) en la laguna de Lobos, Buenos Aires, Argentina. *Revista ictiológica* (1/2) 5-11.
- Colautti, D. C. & Remes Lenicov, M. (2001). Alimentación de la carpa (*Cyprinus carpio*, L. 1758) en la laguna de Lobos, Provincia de Buenos Aires, Argentina. *Ecología austral* 11 (2), 69-78.
- Colautti, D. C. (1997) Ecología de la carpa *Cyprinus carpio* en la cuenca del río Salado Provincia de Buenos Aires. *Tesis Doctoral, Universidad Nacional de La Plata*, Argentina, 215 pp.
- Colautti, D. C. (1998). Sobre la utilización de trampas para peces en las lagunas pampásicas. *Revista de Ictiología* 6, 17-23.
- Colautti, D. C.; Baigún, C. R. M.; Llopart, F.; Maiztegui, T.; Garcia de Souza, J. R.; Solimano, P.; Balboni, L. & Berasain, G. E. (2015). Fish assemblage of a Pampean shallow lake, a story of instability. *Hydrobiologia* 752(1), 175-186.
- Conover, W. J. 1980. Practical Nonparametrics Statistics, 2nd edition Wiley, New York.

-
- Costello, M. J. (1990). Predator feeding strategy and prey importance: a new graphical analysis. *Journal of Fish Biology* 36 (2), 261-263.
- Crivelli, A. J. (1981). The biology of the common carp, *Cyprinus carpio* L. in the Camargue, southern France. *Journal of Fish Biology* 18, 271-290.
- Crivelli, A. J. (1983). The destruction of aquatic vegetation by carp. *Hydrobiologia* 106, 37-41
- Crooks, J. A. (2002). Characterizing ecosystem-level consequences of biological invasions: the role of ecosystem engineers. *Oikos* 97, 153-166.
- Curry, E. (1939). The histology of the digestive tube of the carp (*Cyprinus carpio communis*). *Journal of Morphology* 65 (1), 53-78.
- Dangavs, N. V. (1983). Geología del complejo lagunar Salada Grande de General Lavalle y General Madariaga. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 38, 161-174.
- Dangavs, N. V. (1988) Geología y sedimentología del complejo lagunar Salada Grande. Partidos de General Madariaga y General Lavalle, provincia de Buenos Aires, República Argentina. Subdirección de publicaciones e impresos, Ministerio de Economía de la provincia de Buenos Aires, 143 pp.
- Daniel, A. J.; Hicks, B. J.; Ling, N. & David, B. O. (2011). Movement of radio and acoustic tagged adult koi carp in the Waikato River, New Zealand. *North American Journal of Fisheries Management* 31, 352-362.
- Davies, P. R. & Hanyu, I. (1986). Effect of temperature and photoperiod on sexual maturation and spawning of the common carp: I. Under conditions of high temperature. *Aquaculture* 51, 277-288.
- Davies, P. R.; Hanyu, I.; Furukawa, K. & Nomura, M. (1986). Effect of temperature and photoperiod on sexual maturation and spawning of the common carp: II. Under conditions of low temperature. *Aquaculture* 52, 51-58.

-
- Destefanis, S. U. & Freyre, L. R. (1972). Relaciones tróficas de los peces de la Laguna de Chascomús con un intento de referenciación ecológica y tratamiento bioestadístico del espectro trófico. *Acta Zoologica Lilloana* 29, 17-33.
- Devries, D. R., & Frie, R. V. (1996). Determination of age and growth. En: Fisheries techniques, 2nd edition. *American Fisheries Society*, Bethesda, Maryland, 483-512.
- Diggle, J.; Day, J. & Bax, N. (2004). Eradicating European carp from Tasmania and implications for national European carp eradication. *Inland Fisheries Service* 68 pp.
- Diovisalvi, N.; Berasain, G.; Unrein, F.; Colautti, D. C.; Fermani, P.; Llames, M. E.; Torremorell, A. M.; Lagomarsino, L.; Pérez, G.; Escaray, R.; Bustingorry, J.; Ferraro, M. & Zagarese, H. E. (2010). Chascomús: estructura y funcionamiento de una laguna pampeana turbia. *Ecología Austral* 20, 115-117.
- Eder, S. & Carlson, C. A. (1977). Food habits of carp and white suckers in the South Platte and St. Vrain rivers in Goosequill Pond, Weld County, Colorado. *Transactions of the American Fisheries Society* 106, 339-346
- Elp, M.; Sen, F. & Cetinkaya, O. (2008). Some biological properties of carp (*Cyprinus carpio* L., 1758) living in Kockopru Dam Lake, Van-Turkey. *Journal of Animal and Veterinary Advances* 7 (10), 1324-1328.
- Escalante, A. H. (1982). Contribución al conocimiento de las relaciones tróficas de los peces de agua dulce del área platense. I. *Astianax eigenmanniorum* (Osteichthyes Tetragonopteridae). *Limnobios* 2, 311-322.
- Escalante, A. H. (1983a). Contribución al conocimiento de las relaciones tróficas de los peces de agua dulce del área platense. II. Otros Tetragonopteridae. *Limnobios* 2, 379-402.
- Escalante, A. H. (1983b). Contribución al conocimiento de las relaciones tróficas de los peces de agua dulce del área platense. III. Otras especies. *Limnobios* 2, 453-463.
- Escalante, A. H. (1984). Contribución al conocimiento de las relaciones tróficas de peces de agua dulce del área platense. IV. Dos especies de Cichlidae y miscelánea. *Limnobios* 2, 562-578.
-

-
- FAO, (2010). The state of world fisheries and aquaculture. Fisheries and Aquaculture Department Food and Agriculture Organization of the United Nations Rome, Italy. Available at <http://www.fao.org/docrep/013/i1820e/i1820e.pdf> (last accessed 26 February 2015).
- Fernández, E. M.; Ferriz, R. A.; Bentos, C. A. & Lopez, G. R. (2012). Dieta y ecomorfología de la ictiofauna del arroyo Manantiales, provincia de Buenos Aires, Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales* 14, 1-13.
- Fernández-Delgado, C. (1990). Life history patterns of the common carp, *Cyprinus carpio*, in the estuary of the Guadalquivir River in south-west Spain. *Hydrobiologia* 206 (1), 19-28.
- Fisher, J. P. & Pearcy, W. G. (1990). Spacing of scale circuli versus growth rate in young coho salmon. *Fishery Bulletin* 88, 637-643.
- Fisher, J. P. & Pearcy, W. G. (2005). Seasonal changes in growth of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) off Oregon and Washington and concurrent changes in the spacing of scale circuli. *Fishery Bulletin* 103, 34-51.
- Francis, R. I. C. C. (1990). Back-calculation of fish length, a critical review. *Journal of Fish Biology* 36, 883-902.
- Frenguelli, J. (1956). Rasgos generales de la hidrografía de la Provincia de Buenos Aires. *Boletín Ministerio de Obras Públicas Laboratorio de ensayo de materiales e investigaciones tecnológicas* 2 (62), 21pp.
- Froese, R. & Pauly, D. (2014). Editors. Fish Base. World Wide Web electronic publication, www.fishbase.org.
- Froese, R. (2006). Cube law, condition factor and weight-length relationships: history, meta-analysis and recommendations. *Journal of Applied Ichthyology* 22 (4), 241-253.
- Fry, F. E. J. (1971). The effects of environmental factors on the physiology of fish. *Fish physiology* 6, 1-98.
- Fuschini Mejía, M. C. (1993). Microhidráulica y macrohidráulica. En: Inundaciones y sequías en el noroeste de la provincia de Buenos Aires, cuaderno 2 *PROSA*. Buenos Aires, 68 pp.

-
- Garcia de Souza, J. R. (2014). Caracterización de la comunidad zooplanctónica en lagunas pampásicas y su relación con la ecología trófica y producción del pejerrey (*Odontesthes bonariensis*). *Tesis Doctoral, Universidad Nacional de La Plata*, Argentina, 200 pp.
- García-Berthou, E. (2001). Size and depth-dependent variation in habitat and diet of the common carp (*Cyprinus carpio*). *Aquatic Science* 63, 466-476.
- Geurden, I. P.; Bergot, K.; Ryckeghem, V. & Sorgeloos, P. (1999). Phospholipid composition of common carp (*Cyprinus carpio*) larvae starved or fed different phospholipid classes. *Aquaculture* 171, 93-107.
- Ghersa, C. M.; Martínez-Ghersa, M. A. & León, R. J. C. (1998). Cambios en el paisaje pampeano y sus efectos sobre los sistemas de soporte de la vida, 38-71. En: Hacia una agricultura más productiva y sostenible en la pampa argentina. *Orientación Gráfica Editora SRL*, Buenos Aires, 273 pp.
- Gorda, S.; Bakos, J.; Liska, J. & Kakuk, C. (1995). Live gene bank of common carp strains at the Fish Culture Research Institute, Szarvas. *Aquaculture* 129, 199-202.
- Gozlan, R. E. (2008). Introduction of non native freshwater fish: Is it all bad? *Fish and Fisheries* 9 (1), 106-115.
- Guha, D., & Mukherjee, D. (1991). Seasonal cyclical changes in the gonadal activity of common carp, *Cyprinus carpio* Linn. *Indian Journal of Fisheries* 38 (4), 218-223.
- Gupta, S. (1975). The development of carp gonads in warm water aquaria. *Journal of Fish Biology* 7: 775-782.
- Haniffa, M. A.; Benziger, P. A.; Arockiaraj, A. J.; Nagarajan, M. & Siby, P. (2007). Breeding behaviour and embryonic development of koi carp (*Cyprinus carpio*). *Taiwania-Taipei* 52 (1), 93.
- Hart, P. J. B. & Reynolds, J. D. (2002). The human dimension of Fisheries Science. In: Handbook of Fish Biology and Fisheries, volume 2 (Eds. Hart, P. J. B. & Reynolds, J. D.), 1-10. *Blackwell Publishing Company*, Oxford, UK, 410 pp.

-
- Hellawell, J. M., & Abel, R. (1971). A rapid volumetric method for the analysis of the food of fishes. *Journal of Fish Biology* 3 (1), 29-37.
- Hile, R. (1970). Body-Scale relation and calculation of growth in fishes. *Transactions of the American Fishery Society* 99 (3), 468-474.
- Hladík, M. & Kubečka, J. (2003). Fish migration between a temperate reservoir and its main tributary. *Hydrobiologia* 504 (1-3), 251-266.
- Hoffmann, R. C. (1995). Environmental change and the rise of the common carp culture in medieval Europe. *Guelph Ichthyology Reviews* 3, 57-85.
- Hontela, A. & Stacey, N. E. (1995). Cyprinidae. pp. 53-78. En: Reproductive Seasonality in Teleosts: Environmental Influences (Eds. Munro, A. D., Scott A. P. & Lam T. J.) *CRC Press, Inc.*, Boca Raton, FL.
- Horvath, L. (1985). Egg development in common carp. En: Advances in Aquaculture (Eds. Muir, J. F. & Roberts, R. J.), 31-77 pp. *Recent, Croom Helm*, London, 300 pp.
- Hotchkiss, R. D. (1948). A microchemical reaction resulting in the staining of polysaccharide structures in fixed tissue preparations. *Archives of Biochemistry* 16 (1), 131-141.
- Hume, D. J.; Fletcher, A. R. & Morison, A. K. (1983). Carp Program. *Final report, Arthur Rylah Institute for environmental research, fisheries and wildlife division, Australia*, 214 pp.
- Hunter, J. R.; Macewicz, B. J.; Lo, N. C. H. & Kimbrell, C. A. (1992). Fecundity, spawning and maturity of female Dover sole *Microstomus pacificus*, with an evaluation of assumption and precision. *Fishery Bulletin* 90, 101-128.
- Hyslop, E. J. (1980). Stomach contents analysis a review of methods and their application. *Journal of Fish Biology* 17, 411-429.
- Ibañez A. L.; Britton, J. R. & Cowx, I. G. (2008). Relationship between scale growth checks, circuli formation rate and somatic growth in *Rutilus rutilus* (L.) a fish farm-reared cyprinid. *Journal of Fish Biology* 72, 1023-1034.

-
- IFST, (2009). Carp management program annual report 2008-09. *Inland Fisheries Service Tasmania*. www.ifs.tas.gov.au/publications.
- Iriart, N. R. & López, H. L. (1989). Nuevas citas para la ictiofauna de la pampasia deprimida. *Limnobiós* 2 (16), 738-739.
- Iriando, M. (1989). Quaternary lakes of Argentina. *Palaeogeography, Palaeoclimatology and Palaeoecology* 70, 81-88.
- Jackson, Z. J. & Quist, M. C. (2007). Precision of scales and dorsal spines for estimating the age of common carp. *Journal of Freshwater Ecology* 22, 231-239.
- Jaramillo Londoño, A. M. (2009). Estudio de la biología trófica de cinco especies de peces bentónicos de la costa de Cullera. Relaciones con la acumulación de metales pesados. *Tesis Doctoral. Universidad Politécnica de Valencia, España*, 478 pp.
- Jones, C. G; Lawton, J. H. & Shachak, M. (1994). Organisms as ecosystem engineers. *Oikos* 689, 373-386.
- Jones, M. J. & Stuart, I. G. (2009). Lateral movement of common carp (*Cyprinus carpio* L.) in a large lowland river and floodplain. *Ecology of Freshwater Fish* 18, 72-82.
- Junger, H.; Kotrschal, K. & Goldschmid, A. (1989). Comparative morphology and ecomorphology of the gut in European cyprinids (Telostei). *Journal of Fish Biology* 34 (2), 315-326.
- Kamil, A. C.; Krebs, J. R. & Pulliam, H. R. (1987). Foraging Behavior. New York: Plenum Press.
- Karlou-Riga, C. & Economidis, P. S. (1996). Ovarian atretic rates and sexual maturity of horse mackerel, *Trachurus trachurus* (L.), in the Saronikos Gulf (Greece). *Fishery Bulletin* 94(1), 66-76.
- Karlou-Riga, C. & Economidis, P. S. (1997). Spawning frequency and batch fecundity of horse mackerel, *Trachurus trachurus* (L.), in the Saronikos Gulf (Greece). *Journal of Applied Ichthyology* 13 (3), 97-104.
- Khan, T. A. (2003). Dietary studies on exotic carp (*Cyprinus carpio* L.) from two lakes of western Victoria, Australia. *Aquatic Sciences* 65 (3), 272-286.

-
- Kloskowski, J. (2011). Impact of common carp *Cyprinus carpio* on aquatic communities: direct trophic effects versus habitat deterioration. *Fundamental and Applied Limnology/Archiv für Hydrobiologie* 178 (3), 245-255.
- Koehn, J. D. (2004). Carp (*C. carpio*) as a powerful invader in Australian waterways. *Freshwater Biology* 49 (7), 882-894.
- Koehn, J. D.; Brumley, A. R. & Gehrke P. C. (2000). Managing the impacts of carp. Bureau of Resource Sciences, Canberra.
- Kottek, M.; Grieser, J.; Beck, C.; Rudolf B. & Rubel, F. (2006). World map of Köppen-Geiger climate classification updated. *Meteorologische Zeitschrift* 15, 259-263.
- Kottelat, M. & Freyhof, J. (2007). Handbook of European freshwater fishes. Publications Kottelat, Cornol, Switzerland, 646 pp.
- Lasta, C. A. (1994). La Bahía Samborombón: zona de desove y cría de peces. *Tesis Doctoral, Universidad Nacional de la Plata, Argentina*, 200 pp.
- Le Cren, E. D. (1951). The length-weight relationship and seasonal cycle in gonad weight and condition in the perch (*Perca fluviatilis*). *Journal of Animal Ecology* 20, 201-219.
- León, R. J. C. (1991). Geographic limits of the region, geomorphology and geology, regional subdivisions, floristic aspects, description of the vegetation. En: Natural Grasslands: Introduction and Western Hemisphere (Ed. Coupland, R. T.), 369-387. *Elsevier*, Amsterdam.
- Lev, R. & Spicer, S. S. (1964). Specific staining of sulphate groups with Alcian blue at low pH. *Journal of Histochemistry and Cytochemistry* 12 (4), 309.
- López Cazorla, A. & Pizarro, G. (2000). Age and Growth of the Common Carp *Cyprinus carpio* (L.) in the Irrigation System of the Colorado River Valley, Buenos Aires Province, Argentina. *Natura Neotropicalis* 1 (31), 61-71.
- López Cazorla, A.; Durán, W. & Tejera, L. (2003). Alimentación de la ictiofauna del río Sauce Grande, provincia de Buenos Aires, Argentina. *Biología Acuática* 20, 73-79.

-
- López van Oosterom, M. V.; Ocón, C. S.; Brancolini, F.; Maroñas, M. E.; Sendra, E. D. & Rodrigues Capítulo, A. (2013). Trophic relationships between macroinvertebrates and fish in a pampean lowland stream (Argentina). *Iheringia Série Zoologia* 103 (1), 57-65.
- López, H. L.; Morgan, C. C. & Montenegro, M. J. (2002). Ichthyological ecoregions of Argentina. Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata (UNLP). *ProBiota, Serie Documentos* 1, 1-68.
- López, H.; Rodrigues Capítulo, A.; Casciotta, J. & Iwaszkiw, J. (1991). Caracterización limnológica preliminar de la Laguna "El Hinojo", Trenque Lauquen. Situación ambiental de la Provincia de Buenos Aires. *Comisión de Investigaciones Científicas (CIC)* 1 (1), 1-23.
- Lowe, S.; Browne, M.; Boudjelas, S. & De Poorter, M. (2000). 100 of the world's worst invasive alien species, a selection from the global invasive species database. *IUCN*, Switzerland, 12 pp.
- Mac Donagh, E. J. (1945). Pesca de una "Carpa de espejuelos" en el Río de la Plata. *Notas del Museo de la Plata T. X Zoologia* 69,315-324.
- Mac Donagh, E. J. (1948). Sobre la cría de carpas y pejerreyes en la provincia de San Luis. *Notas del Museo de la Plata T. XIII Zoologia* 114, 313-324.
- Maiztegui, T.; Baigún C. R. M.; Garcia de Souza, J. R. & Colautti, D. C. (*en prensa*). Invasion status of common carp (*Cyprinus carpio*) in Argentinean inland waters. *Journal of Fish Biology*, MS: 15-113.
- Man, H. S. H. & Hodgkiss, J. (1977). Studies on the ichthyo-fauna in Plover Cove Reservoir, Hong Kong: feeding and food relations. *Journal of Fish Biology* 11, 1-13.
- Manon, M. R., & Hossain, M. D. (2013). Food and feeding habit of *Cyprinus carpio* var. *specularis*. *Journal of Science Foundation* 9 (1-2), 163-169.
- Martoja M. & Martoja, R. (1970). Técnicas de histología animal. Toray Masson, Barcelona, 350 pp.

-
- Matsuzaki, S. S.; Usio, N.; Takamura, N. & Washitani, I. (2009). Contrasting impacts of invasive engineers on freshwater ecosystems: an experiment and meta-analysis. *Oecologia* 158, 673-686.
- Mc Manus, J. F. A. (1948). Histological and histochemical uses of periodic acid. *Stain technology* 99-108.
- McCrimmon, H. R., & Swee, U. B. (1967). Scale formation as related to growth and development of young carp, *Cyprinus carpio* L. *Journal of the Fisheries Board of Canada* 24 (1), 47-51.
- Mills, C. A. (1991). Reproduction and life history. En: Cyprinid fishes: Systematics, Biology and Exploitation. (Eds: Winfield, I. J. & Nelson, J. S.) pp. 483-509. *Chapman and Hall*: London.
- Miquelarena, A. M. & López, H. L. (1995). Fishes of the lagunas encadenadas (Province of Buenos Aires, Argentina), a wetland of international importance. *Freshwater Forum* 5 (1), 48-53.
- Mohan, M. V. & Sankaran, T. M. (1988). Two new indices for stomach content analysis of fishes. *Journal of Fish Biology* 33 (2), 289-292.
- Mollet, H. F.; Cliff, G.; Pratt Jr., H. L. & Stevens, J. D. (2000). Reproductive biology of the female shortfin mako *Isurus oxyrinchus* (Rafinesque, 1810) with comments on the embryonic development of lamnoids. US National Marine Fisheries. *Service Fishery Bulletin* 98, 299-318.
- Mowry, R. W. (1963). The special value of methods that colour both acidic and vicinal hydroxyl groups in the histochemical study of mucins with revised directions for the colloidal iron stain, the use of Alcian blue 8GX, and their combination with the periodic acid-Schiff reaction. *Annals of the New York Academy of Science* 106, 402-423.
- Murphy, B. R. & Willis, D. W. (1996). Fisheries techniques, 2nd edition American Fisheries Society, Bethesda, Maryland, 730 pp.
- Nedelec, C. (1975). Catalogue of small scale fishing gear. Fishery Industries Division, FAO. *Neotropical Fauna and Environment* 23(3), 177-188.

-
- Nelson, J. S. (2006). Fishes of the World 4th edition John Wiley & Sons, Nueva York, 601 pp.
- Oliva, O. (1955). Contribution to the biology and growth of the carp in Back-Waters of the River Elbe region. Universitas Carolina, *Biologica* 1 (3), 225-273.
- Osborne, M. W.; Ling, N.; Hicks, B. J. & Tempero, G. W. (2009). Movement, social cohesion and site fidelity in adult koi carp, *Cyprinus carpio*. *Fisheries Management and Ecology* 16, 169-176.
- Ottaway, E. M. & Simkiss, K. (1977). "Instantaneous" growth rates of fish scales and their use in studies of fish populations. *Journal of Zoology* 181, 407-419.
- Oyugi, D. O.; Cucherousset, J.; Ntiba, M. J.; Kisia, S. M.; Harper, D. M. & Britton, J. R. (2011). Life history traits of an equatorial common carp *Cyprinus carpio* population in relation to thermal influences on invasive populations. *Fisheries Research* 110 (1), 92-97.
- Panek, F. M. (1987). Biology and ecology of Carp. En: Carp in North America (Ed. Cooper, E. L.). *American Fisheries Society*, Bethesda Maryland Parker, 84 pp.
- Parameswaran, S.; Alikunhi, K. H. & Sukumaran, K. K. (1972). Observations on the maturation, fecundity and breeding of the common carp, *Cyprinus carpio* L. *Indian Journal of Fisheries*, 19 (1-2), 110-124.
- Parker, G. (1979). Geología de la planicie costera entre Pinamar y Mar de Ajó, provincia de Buenos Aires. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 34 (3), 167-183.
- Parkos, J. J.; Santucci, V. J. & Wahl, D. H. (2003). Effects of adult common carp (*Cyprinus carpio*) on multiple trophic levels in shallow mesocosms. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* 60, 182-192.
- Pauly, D. (1983). Some simple methods for the assessment of tropical fish stocks. *FAO Fish Technical Paper* 234, 52 pp.
- Pearse, A. G. E. (1985). Histochemistry. Theoretical and Applied. Vol. 2. Analytic Technology, 4th edition *Churchill Livingstone*, New York, NY, 1055 pp.

-
- Penne, C. R. & Pierce, C. L. (2006). Habitat use, seasonal distribution, and aggregation of common carp (*Cyprinus carpio*) in Clear Lake, Iowa. Annual progress report to: Iowa Department of Natural Resources Fisheries Bureau. *Iowa State University Department of Natural Resource Ecology and Management*, 27 pp.
- Penne, C. R. & Pierce, C. L. (2008). Seasonal distribution, aggregation, annual habitat selection of common carp in Clear Lake, Iowa. *Transactions of the American Fisheries Society* 137, 1050-1062.
- Perelman, S. B.; León, R. J. C. & Oesterheld, M. (2001). Cross-scale vegetation patterns of Flooding Pampa grasslands. *Journal of Ecology* 89, 562-577.
- Pérez, C. & López Cazorla, A. (2008). New contributions to the knowledge of the ichthyofauna of the Negro River, Río Negro province, Argentina. *Natura Neotropicalis* 39, 84-87.
- Phelps, Q. E.; Edwards, K. R. & Willis, D. W. (2007). Precision of five structures for estimating age of common carp. *North American Journal of Fisheries Management* 27, 103-105.
- Pinilla, G. A.; Vargas, P. & Patino, E. (1992). Aspectos poblacionales de la carpa (*Cyprinus carpio* L.) en la Laguna Fuquene. *Boletín Eutropica* 25, 28-41.
- Pokorny, J.; Flajshans, M.; Hartcich, P.; Kvasnicka, P. & Pruzina, I. (1995). An atlas of carps cultured in the Czech Republic. *Victoria Publishing*, Prague.
- Powles, P. M.; McCrimmon, H. R. & Macrae, D. D. (1983). Seasonal feeding of Carp, *Cyprinus carpio*, in the Bay of Quinte watershed, Ontario. *Canadian Field Naturalist* 97 (3), 293-298.
- Prochelle, O., & Campos, H. (1985). The biology of the introduced carp *Cyprinus carpio* L., in the river Cayumapu, Valdivia, Chile. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 20 (2), 65-82.
- PRPGL (2004). Convenio Municipal de General Lavalle, UNLP. *Plan Rural Participativo General Lavalle*. Ministerio de Infraestructura, 72 pp.

-
- Remes Lenicov, M. & Berasain, G. (2004). Campaña de relevamientos limnológicos e ictiológicos. *Informe Técnico 60. Dirección de Desarrollo de Aguas Continentales y Acuicultura. Dirección Provincial de pesca Ministerio de Asuntos Agrarios, Buenos Aires*, 17 pp.
- Rennó Braga, R., Bornatowski, H., & Vitule, J. R. S. (2012). Feeding ecology of fishes: an overview of worldwide publications. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 22 (4), 915-929.
- Ricker, W. E. (1973). Linear regressions in Fishery Research. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 30, 409-434.
- Ringuelet, R. A. (1962). Ecología Acuática Continental, EUDEBA, Buenos Aires, Argentina, 138 pp.
- Ringuelet, R. A. (1975). Zoogeografía y ecología de los peces de aguas continentales de la Argentina y consideraciones sobre las áreas ictiológicas de América del Sur. *Ecosur* 2 (3), 1-122.
- Ringuelet, R. A.; Aramburu, R. H. & Alonso de Aramburu, A. (1967). Los peces argentinos de agua dulce. Provincia de Buenos Aires (CIC), La Plata, 602 pp.
- Rodríguez, M. (1999). The trophic spectrum of young *Synbranchus marmoratus* (Synbranchiformes, Synbranchidae). *Iheringia Serie Zoologia* 86, 137-144.
- Rosso, J. J. (2008). Relación entre la abundancia y estructura de la comunidad de peces y el régimen hidrológico, en lagunas de la alta cuenca del río Salado. *Tesis Doctoral, Universidad de Buenos Aires, Argentina*, 115 pp.
- Saikia, S. K. & Das, D. N. (2009). Feeding ecology of common carp (*Cyprinus carpio* L.) in a rice–fish culture system of the Apatani plateau (Arunachal Pradesh, India). *Aquatic Ecology*, 43 (2), 559-568.
- Schüttler, E. & Karez, C. S. (2008). Especies exóticas invasoras en las reservas de biosfera de América Latina y el Caribe. UNESCO, Montevideo, 305 pp.
- Scott, W. B. & Crossman, E. J. (1998). Freshwater Fishes of Canada. Fisheries Research Board of Canada. Ottawa, Ontario, 966 pp.
-

-
- Scott, D. A. & Jones, T. A. (1995). Classification and inventory of wetlands: A global overview. *Vegetatio* 118 (1-2), 3-16.
- Sedaghat, S.; Hoseini, S. A.; Larijani, M. & Ranjbar, K. S. (2013). Age and growth of common carp (*Cyprinus carpio* Linnaeus, 1758) in Southern Caspian Sea, Iran. *World Journal of Fish and Marine Sciences* 1, 71-73.
- Sendra, E., & Colautti, D. (1997). Methodological procedure for growth of the silverside *Odontesthes bonariensis bonariensis* from San Miguel del Monte lake, Prov. Buenos Aires, Argentina. *Natura Neotropicalis* 28 (2), 105-115.
- Shaheena, S.; Yousuf, A. R. & Parveen, M. (2012). Study on the fecundity of *Cyprinus carpio communis* (L.). *International Journal of Scientific and Research Publications* 2 (2), 6-11.
- Shields, J. T. (1957). Experimental control of carp reproduction through water drawdowns in Fort Randall reservoir, South Dakota. *Transactions of the American Fisheries Society* 87, 23-32.
- Shimeno, S., Takeda, M., Takayama, S., Fukui, A., Sasaki, H. & Kajiyama, H. (1981). Adaptation of hepatopancreatic enzymes to dietary carbohydrate in carp. *Bulletin of the Japanese Society for the Science of Fish* 47 (1), 71-77.
- Sibbing, F. A. & Uribe, R. (1985). Regional especializations in the oro-pharyngeal wall and food processing in the carp *Cyprinus carpio*. *Netherlands Journal of Zoology* 35 (3), 377-422.
- Sibbing, F. A. (1988). Specializations and limitations in the utilization of food resources by the carp, *Cyprinus carpio*: a study of oral food processing. *Environmental Biology of Fishes* 22(3), 161-178.
- Sibbing, F. A. (1991). Food capture and oral processing. En: Cyprinid fishes: systematics, biology and exploitation (Eds. Winfield, I. J. & Nelson, J. S.), 377-412. *Chapman & Hall*, London, Reino Unido, 281 pp.
- Sibbing, F. A.; Osse, J. W. M. & Terlouw, A. (1986). Food handling in the carp *Cyprinus carpio*: its movement patterns, mechanisms and limitations. *Journal of Zoology* 210, 161-203.

-
- Sidorkewicz, N. S.; López Cazorla, A. C.; Murphy, K. J.; Sabbatini, M. R.; Fernandez, O. A. & Domaniewski, J. C. J. (1998). Interaction of common carp with aquatic weeds in Argentine drainage channels. *Journal of Aquatic Plant Management* 36, 5-10.
- Sidorkewicz, N. S.; López Cazorla, A.C. & Fernández, O. (1996). The interaction between *Cyprinus carpio* L. and *Potamogeton pectinatus* L. under aquarium conditions. *Hydrobiologia* 340, 271-275.
- Singh, A. K., Pathak, A. K., & Lakra, W. S. (2010). Invasion of an exotic fish -common carp, *Cyprinus carpio* L. (Actinopterygii: Cypriniformes: Cyprinidae) in the Ganga River, India and its impacts. *Acta ichthyologica et piscatorial* 40 (1), 11-19.
- Sivakumaran, K. P. (1991). Studies on the biology and population identification of *Rastrelliger kanagurta* (Curvier, 1817) (Pisces: Scombridae) from the Coastal Waters of India. PhD, Annamalai University, Porto-Novo, India, 250 pp.
- Sivakumaran, K. P.; Brown, P.; Stoessel, D. & Giles, A. (2003), Maturation and reproductive biology of female wild carp, *Cyprinus carpio*, in Victoria, Australia. *Environmental Biology of Fishes* 68, 321-332.
- Skurdal, J. & Andersen, R. (1985). Influence of temperature on number of circuli of first year scales of brown trout, *Salmo trutta* L. *Journal of Fish Biology* 26, 363-366.
- Smith, B. B. & Walker, K. F. (2004). Spawning dynamics of common carp in the River Murray, South Australia, shown by macroscopic and histological staining of gonads. *Journal of Fish Biology* 64, 336-354.
- Smith, B. B. (2004). Carp (*Cyprinus carpio* L.) spawning dynamics and early growth in the lower River Murray, South Australia. PhD, The University of Adelaide. Adelaide, South Australia, Australia, 150 pp.
- Smith, B. B. (2005). The state of the art: a synopsis of information on common carp (*Cyprinus carpio*) in Australia. *Final Technical Report 77, South Australian Research and Development Institute (SARDI), Australia, Adelaide*, 68 pp.
-

-
- Snyder, D. E. (1985). Fish eggs and larvae. In: Fisheries Techniques (Eds. Nielsen, L. A.; Johnson, D. L. & Lampton, S. S.), 165-197. *American Fisheries Society*, Maryland, 420 pp.
- Solari, A. (2013). Variación espacio-temporal de la ictiofauna en hábitats someros del área sur de la Bahía de Samborombón. *Tesis Doctoral, Universidad Nacional de La Plata*, Argentina, 216 pp.
- Solari, A. García, M. L. & Jaureguizar, A. J. (2009). Fish fauna from the Ajó River in Campos del Tuyú National Park, province of Buenos Aires, Argentina. *Checklist* 5(4), 807-811.
- Soriano, A. (1991). Río de la Plata Grasslands. En: Ecosystems of the World: Natural Grasslands, (Ed. Coupland, R. T.), 367-408 *Elsevier*, Amsterdam, 469 pp.
- Stuart, I. & Jones, M. (2002). Ecology and Management of common carp in the Barmah-Millewa Forest. *Final report of the point source management of carp project to Agriculture Fisheries and Forestry Australia. Arthur Rylah Institute, Australia, Victoria*, 214 pp.
- Stuart, I. G. & Jones, M. J. (2006a) Movement of common carp, *Cyprinus carpio*, in a regulated lowland Australian river: implications for management. *Fisheries Management and Ecology* 13, 213-219.
- Stuart, I. G. & Jones, M. J. (2006b). Large, regulated forest floodplain is an ideal recruitment zone for non-native common carp (*Cyprinus carpio* L.). *Marine and Freshwater Research* 57, 333-347.
- Summerfelt, R C; Mauck, P. E. & Mensinger, G. (1970). Food habits of the carp *Cyprinus carpio* L. in five Oklahoma reservoirs. *Proceedings of the Annual Conference, Southeast Association of the Fish and Game Commission* 24, 352-377.
- Swain, D. P. (1979). Biology of the carp (*Cyprinus carpio* L.) in North America and its distribution in Manitoba, North Dakota and neighbouring U.S. waters. *MS Report 79-73. Manitoba Department of Mines, Natural Resources and Environment*, 36 pp.
- Swee, U. T. & McCrimmon, H. R. (1966). Reproductive biology of carp, *Cyprinus carpio* L., in Lake St. Lawrence, Ontario. *Transaction of the American Fisheries Society* 95, 372-380.

-
- Taylor, A. H.; Tracey, S. R.; Hartmann, K. & Patil J. G. (2012). Exploiting seasonal habitat use of the common carp, *Cyprinus carpio*, in a lacustrine system for management and eradication. *Marine and Freshwater Research* 63, 587-597.
- Tempero, W.; Ling, N.; Hicks, B. J. & Osborne, M. W. (2006). Age composition, growth, and reproduction of koi carp (*Cyprinus carpio*) in the lower Waikato region. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 40, 571-583.
- Thorntwaite, C. W. & Mather, J. R. (1955). The water balance. Centerton, NJ: Drexel Institute of Technology, Laboratory of Climatology. *Publications in Climatology* 8 (1), 1-104.
- Thorntwaite, C. W. (1948). An approach toward a rational classification of climate. *Geographical Review* 38 (1), 55-94.
- Thwaites, L. A.; Smith, B. B.; Decelis, M.; Fleer, D., & Conallin, A. (2010). A novel push trap element to manage carp (*Cyprinus carpio* L.): a laboratory trial. *Marine and Freshwater Research* 61 (1), 42-48.
- Tricart, J. F. (1973). Geomorfología de la Pampa Deprimida. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria. Buenos Aires, 202 pp.
- Vervoorst, F. B. (1967). Las comunidades vegetales de la Depresión del Salado (Prov. de Buenos Aires). Serie Fitogeográfica 7. INTA. Buenos Aires, 229 pp.
- Vicent, J. J. (1998). Ecología trófica de *Aidablennius sphyinx* (Valenciannes, 1836), *Parablennius incongnitus* (Bath, 1968) y *Lipophrys dalmatinus* (Steindachnes y Kolombatovic, 1883) en las escolleras de las playas de Nules y Borriana (Golfo de Valencia, Mediterráneo). *Tesis Doctoral. Universidad de Valencia*, España, 321 pp.
- Villanova, I.; Prieto, A. R. & Stutz, S. (2006). Historia de la vegetación en relación con la evolución geomorfológica de las llanuras costeras del este de la provincia de Buenos Aires durante el Holoceno. *Ameghiniana* 43 (1), 147-159.

-
- Villizi, L. & Walker, K. F. (1999a). Age and growth of common carp, *Cyprinus carpio*, in the River Murray, Australia: validation, consistency of age interpretation and growth models. *Environmental Biology of Fishes* 54, 77-106.
- Villizi, L. & Walker, K. F. (1999b). The onset of the juvenile period in carp, *Cyprinus carpio*: a literature survey. *Environmental Biology of Fishes* 56, 93-102.
- Violante, R.; Parker, G. & Cavallotto, J. (2001). Evolución de las llanuras costeras del este bonaerense entre la bahía de Samborombón y la laguna de Mar Chiquita durante el Holoceno. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 56, 51-66.
- Violante, R.; Parker, G.; Cavallotto J. & Marcomini, S. (1992). La secuencia depositacional del Holoceno en el Rio de La Plata y plataforma del noreste bonaerense. *4^{ta} Reunión Argentina de Sedimentología* 1, 275-282.
- Volpedo, A. V.; Yunes, T. & Fernández Cirelli, A. (2005). El humedal mixohalino de Bahía Samborombón: conservación y perspectivas. En: Humedales fluviales de América del sur. Hacia un manejo sustentable (Eds. Petean, J. & Cappato, J.), 89-110. Ediciones Proteger-UICN, 474 pp.
- Weber, M. J. & Brown, M. L. (2009). Effects of common carp on aquatic ecosystems 80 years after “Carp as a dominant”: Ecological insights for fisheries management. *Review of Fishery Science* 17 (4), 524-537.
- Weber, M. J., & Brown, M. L. (2011). Comparison of common carp (*Cyprinus carpio*) age estimates derived from dorsal fin spines and pectoral fin rays. *Journal of Freshwater Ecology* 26 (2), 195-202.
- Weyl, O. L. F. & Booth, A. J. (1999). On the life history of a cyprinid fish, *Labeo cylindricus*. *Environmental Biology of Fishes* 55, 215-225.
- Windell, J. T. & Bowen, S. H. (1978). Methods for study of fish diets based on analysis of stomach contents. In: Methods for assessment of fish production in fresh waters 3rd Ed. (Ed. Bagenal, T.), 219-226. *Blackwell Scientific Publications*, Oxford, 365 pp.

- Winker, H.; Ellender, B. R.; Weyl, O. L. F. & Booth, A. J. (2010). Validation of growth zone deposition in otoliths of two large endemic cyprinids in Lake Gariep, South Africa. *African Zoology* 45, 133-138.
- Winker, H.; Weyl, O. L. F.; Booth, A. J. & Ellender, B. R. (2011). Life history and population dynamics of invasive common carp, *Cyprinus carpio*, within a large turbid African impoundment. *Marine and Freshwater Research* 62, 1270-1280.
- Wootton, R. J. (1999). Ecology of teleost fishes. 2nd edition Kluwer Academic Publishers. Netherlands, 386 pp.
- Zambrano, L., Martínez-Meyer, E., Menezes, N. & Townsend Peterson, A. (2006). Invasive potential of common carp (*Cyprinus carpio*) and Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) in American freshwater systems. *Canadian Journal of Fish Aquatic Science* 63, 1903-1910.
- Zambrano, L.; Valiente, E. & Vander Zanden, M. J. (2010). Food web overlap among native axolotl (*Ambystoma mexicanum*) and two exotic fishes: carp (*Cyprinus carpio*) and tilapia (*Oreochromis niloticus*) in Xochimilco, Mexico City. *Biological Invasions* 12 (9), 3061-3069.
- Zar, J. H. (1999). Biostatistical Analysis, 4th Ed., Prentice-Hall, Upper Saddle River, NJ, USA.